Primitive und abgeleitete Merkmale im Blütenbau einiger Ranunculaceen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Elfriede Raßner
aus Kassel

Mit 67 Textabbildungen und Tafel XI

Marburg 1931

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

Als Dissertation angenommen am: 25. Juni 1931
Berichterstatter: Herr Professor Dr. P. Clausfen
Tag der mündlichen Prüfung: 1. Juli 1931

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus:
„Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik
Band 15, Heft 1/2

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547924_0102

A. Historisches.

Wegen der großen Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung von Blütenhülle und Frucht sind die *Ranunculaceen* häufig Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Die älteren Autoren beschreiben sorgfältige Beobachtungen über den morphologischen Aufbau der vegetativen Teile des Sprosses und der Blüte. Dabei entgeht ihnen nicht die große Plastizität innerhalb dieses Formenkreises, die mancherlei Übergänge zwischen den einzelnen Blattkategorien schafft.

Wertvolle Abbildungen aus der ontogenetischen Entwicklung, auch vieler *Ranunculaceen*, bietet PAYER (1857) in seinem „Traité d'organogénie comparée de la fleur". A. BRAUN (1858) behandelt den taxologischen und morphologischen Aufbau der *Delphinium*-Blüten. EICHLER (1878) legt an zahlreichen Beispielen die diagrammatischen Verhältnisse der *Ranunculaceen* klar. Er nimmt Anstoß daran, daß man allein wegen der hängenden Samenanlage *Myosurus* mit *Anemone* zu vereinigen sucht. Es erscheint ihm natürlicher, die Beziehung zu *Ranunculus* mehr zu betonen.

In den achtziger und neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts steht das Interesse an der Embryosackentwicklung der einzelnen Pflanzenfamilien im Vordergrund. Die bahnbrechende Arbeit ist die von WARMING (1878): „De l'ovule", in der er die Samenanlage als Blattlappen deutet. Es folgen die Untersuchungen von VESQUE (1879) und GUIGNARD (1882), die die *Ranunculaceen* besonders berücksichtigen. MOTTIER (1895) hebt hervor, daß in dieser Familie in den Makrosporangien häufig mehrere Initialzellen angelegt werden und sich sehr oft auch zu normalen Embryosäcken weiter entwickeln. Es erübrigt sich, hier sämtliche Arbeiten aufzuzählen, die die Embryosackentwicklung der verschiedenen Gattungen behandeln. Ich kann mich da auf den ausführlichen Literaturnachweis bei RUYS (1925) beziehen. WESTERMAIER (1892) fragt nach der Funktion der Antipoden. Das gleiche Thema beschäftigt HUSS (1906) in

einer ausführlichen Abhandlung. In den Jahren 1910—1914 veröffentlichte Souèges eine Reihe von Arbeiten, die vornehmlich die Embryonalentwicklung der einzelnen Gattungen verfolgen.

Schon früh hat man sich bemüht, nach morphologischen Gesichtspunkten kleinere Gruppen innerhalb der Familie der *Ranunculaceen* zusammenzufassen. Barnéoud (1846, S. 281) kommt zu einer „classification ovologique des genres de la famille des *Renonculacées*". Formen wie *Aquilegia*, *Nigella* charakterisiert er durch: „Anatropie transverse, ovules horizontaux"; *Ranunculus*-Arten durch: „Anatropie infère, ovules renversés"; *Anemone*, *Clematis*, *Adonis*, *Myosurus* durch: „Anatropie supère, ovules suspendus, dressés". Baillon (1863, S. 42) sieht als Ergebnis seiner Überlegungen „des foyers, des centres occupés par des genres pris peut-être arbitrairement," „puis, des genres dérivés, s'écartant de plus en plus de ces centres et allant en rejoindre d'autres émanés de centres différents". Er erkennt schon deutlich die Grenzen und Schwierigkeiten eines solchen Bemühens. Prantl (1888) stellt sich die Frage: „Ist die Reduktion der Zahl der Samenanlagen aus der Vielzahl nur in einer zusammengehörigen Reihe oder mehrmals in verschiedenen Entwicklungsreihen eingetreten?" Er glaubt, im letzteren Sinne antworten zu müssen. Eine Endform, die direkt an die Balgfrucht anschließt, ist *Callianthemum* mit zwei Samenanlagen auf gleicher Höhe, von der nur eine entwickelt wird. In einem zweiten Fall entspringt die einzige funktionsfähige Samenanlage median am Grunde der Bauchnaht: *Anemone*, *Clematis*. Darüber entstehen an den Blatträndern noch einige paarige, unvollkommen bleibende Samenanlagen in aufsteigender Entwicklungsfolge. Bessey (1898) geht sogar den umgekehrten Weg, indem er die mehrsamige Frucht von der einsamigen ableitet, wobei er aber in Schwierigkeiten bezüglich der eben erwähnten unvollkommen bleibenden Samenanlagen gerät. Diese Untersuchungen berühren bereits das Problem der primitiven und der abgeleiteten Fruchtform.

Als umfassendere Bearbeitungen, die über die Familie der *Ranunculaceen* hinausgreifen, möchte ich auf dem Gebiete der Anatomie von Frucht- und Samenschale die von Tschirch u. Oesterle (1895, 1900) und von Netolitzky in Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie (1926) erwähnen. Bezüglich des Aufspringmechanismus bei einzelnen Balgkapseln nenne ich die Untersuchungen von Steinbrinck (1873) und Leclerc du Sablon (1883, 1884). Wertvolle Anregungen über den anatomischen Bau des Fruchtblattes, seine Differenzierung in Schutz-, Assimilations-, Festigungs- und Leitungsgewebe finden sich bei Kraus (1866) und Adlerz (1884). Wiegand (1894) wendet seine anatomischen Ergebnisse auf eine systematische Einordnung der einzelnen Formen an. Eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen auf diesem Gebiete verdanken wir Lonay (1901, 1907). Er unterscheidet auf Grund seiner Befunde im

Bau von Perikarp und Samenschale sechs „tribus": *Renonculacées*, *Thalictrées*, *Anémonées*, *Helléborées*, *Delphiniées* und *Paeoniées*.

Äußere Gestalt, symmetrische Ausbildung, Ursprung und Art der Verzweigung der wasserleitenden Elemente im Carpell veranlaßten Lestiboudois (1854), die Blattnatur der Fruchtknoten stark zu betonen. Dagegen will Trécul (1873) gerade aus der Nervatur des Carpells beweisen, daß es sich hier nicht um Blätter handelt. Er unterscheidet Auszweigungen des Stammes, die für die Atmung bestimmt sind, die Blätter, und solche, die die Aufgabe haben, Samenanlagen zu produzieren, die Carpelle. Daß aus der Übernahme neuer Funktionen notwendig Differenzierungen, ja unter Umständen Neuerwerbungen folgen, wird hier ganz außer acht gelassen. Die Betrachtungen über den Gefäßbündelverlauf in den Carpellen in neueren Arbeiten knüpfen stets an die Verhältnisse im vegetativen Blatt an. Hier wären zu erwähnen Henslow (1890), Sinnott (1914, S. 305), der erklärt: „This ancient trilacunar condition, the foliar supply of three bundles, has been modified both by reduction and by amplification." Eine weitergehende Entscheidung darüber, was primitive und was abgeleitete Merkmale sind, treffen die Untersuchungen von Smith (1926) und Chute (1930), die eingehend Anzahl und Verzweigungsart der Leitungsbahnen im Fruchtblatt berücksichtigen. Aus dieser Betrachtungsweise folgert Smith (1926), daß die mit drei Blattspuren versehene vielsamige Balgfrucht primitiv sei. Seine leitenden Gesichtspunkte sind: 1. Das Leitungsgewebe findet sich überall da, wo es physiologisch wertvoll ist. 2. Es wird nie vor den Organen gebildet, die es versorgen soll. 3. Andererseits läßt es sich manchmal noch nachweisen an Stellen, wo die Organe im Laufe der Entwicklung bereits rückgebildet sind. So findet er unabhängig von morphologischen Erwägungen, daß das einsamige Carpell vom mehrsamigen durch allmähliche Unterdrückung von Samenanlagen abgeleitet werden kann. Chute (1930) belegt in ihrer Arbeit ebenfalls aus der Art der Gefäßbündelversorgung im Fruchtblatt, daß die Nußfrucht eine reduzierte Balgfrucht sei.

Diese Auffassung soll auch im Vordergrund meiner Untersuchungen stehen. Nur möchte ich diese Frage nicht allein von einer Seite her angreifen, sondern sowohl aus Zahl und Ausbildung der Samenanlagen, wie aus entwicklungsgeschichtlich anatomischen Ergebnissen eine Einordnung einzelner Fruchtformen durchführen.

Monographische Bearbeitungen der *Ranunculaceen* finden sich bei Baillon (1867), Engler-Prantl (1894), Kirchner, Loew, Schroeter (1917) und Hegi.

Im Anschluß an Hallier stellt Senn (1904) alle primitiven Merkmale zusammen, die auf ein hohes Alter der *Polycarpicae* schließen lassen und ihnen den Platz am Anfang des Systems zuweisen.

B. Eigene Untersuchungen.

I. Technisches.

Das Material für meine Untersuchungen stammt zum größten Teil aus dem botanischen Garten der Universität zu Marburg. Jüngere Stadien von *Ranunculus arvensis* L. wurden an einem feuchtwarmen Maitag in der Umgebung Marburgs zwischen Caldern und Sterzhausen gesammelt. Ältere, zum Teil schon reife Früchte dieser Art brachte ich von einer Exkursion nach Wildungen mit.

Um möglichst viele Entwicklungsstadien zu erhalten, wurde dieselbe Art mehrmals in Abständen von einigen Tagen fixiert. Junge Knospen konnten ganz eingesetzt werden, bei älteren präparierte ich Blütenhülle und Staubblätter ab. Fast reife Carpelle wurden etwas angeschnitten, um ein besseres Eindringen der Fixierungsflüssigkeit zu erreichen. Als vorzügliches Fixierungsmittel bewährte sich Chromsäure-Eisessig (Chromsäure 1 g, Eisessig 3 g, dest. Wasser 96 g). Die Luft wurde durch eine Wasserstrahlpumpe aus den Knospen entfernt. Um das Evakuieren zu vermeiden, wodurch die von der inneren Epidermis gebildeten dünnen Häutchen in älteren *Nigella*-Fruchtknoten leicht zerrissen wurden, fixierte ich diese mit kaltem Carnoy-Gemisch (3 Teile Alkohol abs. + 1 Teil Eisessig), das sich ebenfalls sehr gut eignete. Hier genügte eine Fixierungsdauer von 6—8 Stunden; dann wurde mit absolutem Alkohol ausgewaschen. In Chromsäure-Eisessig ließ ich die Objekte gewöhnlich 24 Stunden und wusch danach etwa 2—$2^1/_2$ Stunden mit fließendem Wasser aus. Durch langsam ansteigende Alkoholstufen und Gemische von Alkohol und Xylol wurden die Knospen schließlich in reines Xylol und von da in Xylol-Paraffin vom Schmelzpunkt 52° übergeführt. Die Objekte blieben ungefähr 8 Tage im Thermostaten, ältere Stadien etwas länger. Dann konnte in reines Paraffin (52°) eingebettet werden, nachdem schon vorher das Paraffin einmal gewechselt worden war. Die Schnitte wurden mit Hilfe eines Mieheschen Schlittenmikrotoms hergestellt. Ihre Dicke betrug 10 μ, 12 μ und 14 μ. Die Färbung geschah mit Hämatoxylin-Eisenalaun nach Heidenhain unter Gegenfärbung mit Eosin-Nelkenöl. Für Handschnitte benutzte ich Hämalaun und führte durch Alkohol- und Xylolstufen in Canadabalsam über, oder ich setzte Jodjodkalium zu und sah in Glycerin an. Verholzte Membranen wurden mit Phloroglucin und Salzsäure conc. nachgewiesen.

Um die Länge der Zellen messen und den Bau ihrer Tüpfel besser erkennen zu können, isolierte ich die Elemente des inneren Festigungsgewebes von *Ranunculus arvensis* L. mit Hilfe des Schulzeschen Mazerationsgemisches (Salpetersäure conc. und Kaliumchlorat).

Der Gefäßbündelverlauf in den einzelnen Fruchtblättern ließ sich am besten an aufgehelltem Material verfolgen, teils an Totalpräparaten, teils an Längsschnitten, die ich gewöhnlich durch einfaches Halbieren der

Früchte herstellte. Bei *Adonis* kam es aber auch auf tangentiale Längsschnitte an. Querschnitte ergänzten die Beobachtungen. Die Objekte wurden entweder mit Chloralhydrat oder mit Xylol durchsichtig gemacht. Um die sich stark einkrümmenden Hälften der Balgkapseln in eine Ebene ausbreiten zu können, preßte ich sie zwischen zwei Objektträger, die ich fest zusammenband, und steckte so das Ganze etwa 1 Tag lang in Xylol.

Für die mikroskopische Untersuchung stand mir ein Zeiss-Mikroskop zur Verfügung, das mit den Objektiven A, D, homogener Immersion $^1/_{12}$ und dem Winkelschen Objektiv G, den Okularen 7 und 10 ausgerüstet war. Die Abbildungen wurden mit Hilfe eines Abbeschen Zeichenapparates aufgenommen. Den Ausgangspunkt für die plastischen Darstellungen bildeten Querschnittserien. Nach Schnitten aus diesen entworfene Bilder wurden mit einem Reduktionszirkel von einem rechtwinkligen Parallelnetz auf ein solches, dessen Parallelen unter 45^0 oder 30^0 geneigt waren, punktweise unter Verkürzung auf $^1/_2$ übertragen. Die Höhe der einzelnen Scheiben ließ sich leicht aus Schnittdicke und Zahl der Serienschnitte bestimmen, wenn man gleichzeitig noch die Vergrößerung berücksichtigte. In einigen Fällen wurden mit den Querschnittbildern zugehörige Längsschnittbilder kombiniert.

II. Primitive und abgeleitete Merkmale der Blüten innerhalb des Formenkreises der Ranunculaceen.

a) Der morphologische Gesamtaufbau

1. *der eucyklischen Blüte von Aquilegia alpina* L. Die im folgenden mitgeteilten Untersuchungen wollen sowohl in morphologischer wie in anatomischer Hinsicht die fortschreitende Entwicklung vom Primitiven zum Abgeleiteten an einigen *Ranunculaceen*-Blüten nachweisen, und zwar knüpfen die Überlegungen vornehmlich an die Ausgestaltung der Fruchtblätter an. Meist treffen sowohl primitive wie abgeleitete Merkmale bei einer und derselben Pflanze zusammen und machen eine lineare Anordnung unmöglich.

Innerhalb dieses Formenkreises tritt uns im Gesamtaufbau der Blüte eine reiche Vielgestaltigkeit entgegen, die in der Arbeit von Trapl (1912) stark betont wird. Ob eine Blüte als primitiv oder abgeleitet zu werten ist, folgt aus Stellung und Form ihrer Blätter im Vergleich zu den vegetativen. Primitive Formen setzen die schraubige Anordnung der vegetativen Blätter in der Blütenregion fort: *Paeonia*. Bei *Clematis* findet sich im Anschluß an die dekussierte Laubblattstellung meist die Vierzahl in der Blütenhülle. Eine Stauchung der Internodien der Blütenachse führt schließlich dazu, daß einzelne Blattkreise der Blüte auf gleicher Höhe inseriert werden. Hemicyklische Blüten, die viele *Ranunculus*-Arten besitzen, bei denen nur noch Androeceum und Gynaeceum die

schraubige Stellung zeigen, bilden den Übergang zu eucyklischen, die uns bei *Aquilegia alpina* L. begegnen. Wir haben es also hier, was die Anordnung der Blütenteile betrifft, mit einer abgeleiteten Form zu tun, die aber diesen Charakter durchaus nicht in allen Merkmalen wahrt. Schon A. Braun (1858, S. 367) erwähnt, daß *Aquilegia* „sich den acyklischen und hemicyklischen Blüten mit unbestimmten Zahlenverhältnissen dadurch anschließt, daß die Zahl der Cyklen selbst (und zwar der Staubblattcyklen) eine veränderliche ist". Roeper (1834/35, angeführt bei A. Braun, 1858) zählt bei *Aquilegia vulgaris* 8, 9, 10 und 11 Staubblattquirle. Zwischen Blütenhülle und Staubblättern liegt häufig keine scharfe Grenze, ein Verhalten, das vornehmlich primitiven Blüten eigen ist. Auch bei der von mir untersuchten *Aquilegia alpina* L. bestätigt sich die mehrfach in der Literatur (Penzig, 1921) erwähnte Neigung dieser Arten, einen weiteren, mit Spornen versehenen Blütenhüllkreis zu entwickeln auf Kosten des Androeceums.

Die Grundlage für die plastischen Bilder (Tafel XI, Abb. 1 a—g) bot eine Querschnittserie durch eine junge Knospe von *Aquilegia alpina* L. von etwa 4,3 mm Durchmesser. (Schiefe Parallelprojektion unter 45°, Verkürzung auf $^1/_2$.) Die Differenzierung der Sporne ist bereits vollzogen.

Abb. 1 a stellt den am weitesten unten geführten Schnitt durch die Knospe dar. In der Mitte verläuft die Blütenachse, von fünf Hauptgefäßbündeln durchzogen, zwischen die sich noch drei kleinere Bündel einschalten. Um die Achse gruppieren sich die fünf Sporne *Sp* der inneren Blütenhülle. Jeder einzelne ist in dieser Höhe von den Seitenlappen *F* der benachbarten Kelchblätter umgeben.

Abb. 1 b zeigt die beiden in Abb. 1 a noch getrennten Flügel *F* jedes äußeren Blattes (Kelchblattes) miteinander vereinigt. Daß hier der mittlere Teil der Kelchblätter in der Horizontalebene flächenhaft ausgezogen erscheint, kommt daher, daß auf dieser Höhe Blütenachse und Kelch ungefähr einen Winkel von 90° miteinander bilden. Darauf deutet auch der radiale Verlauf der Leitungselemente *rL*, die in der Abbildung rechts sichtbar sind. Das vordere Blatt des äußeren Kreises *K 1* ist an seiner Deckung als erstes zu erkennen, dem sich die anderen nach $^2/_5$ linksläufig anschließen.

In Höhe von Abb. 1 c sind die Ansätze der Blätter der äußeren Blütenhülle an der Achse wahrnehmbar. Ich habe diese Stellen in der Abbildung mit *a* bezeichnet. Man erkennt sie leicht als etwas gefaltete Vorwölbungen, die aus der Blütenachse herausragen und zwar immer gerade der Mediane der einzelnen Kelchblätter (in der Abbildung *M*) gegenüber. Kombinieren wir die beiden aufeinanderfolgenden Scheiben Abb. 1 b und 1 c miteinander, so liegt für die räumliche Ausgestaltung der Kelchblätter der Vergleich mit einem Sattel sehr nahe. Nach unten ist er in zwei längere Flügel ausgezogen, die ja in Abb. 1 a getrennt sicht-

bar sind. Die Versorgung der Kelchblätter durch drei Hauptbündel *L 1*, *L2*, *L3* (Smith, 1926) kommt besonders für das erste Blatt *K 1*, in der Abbildung vorn gelegen, deutlich zum Ausdruck. Die angeschnittenen Leitungsbahnen *L* laufen in horizontaler Richtung eine Strecke weit auf die Ansatzstellen *a* der Kelchblätter zu, verschwinden aber dann in eine tiefere Region, da ja auch die Kelchblattspreite zunächst fast parallel zur Blütenachse abfällt, dann in die Horizontalebene einbiegt (Abb. 1 b), um sich schließlich wieder parallel zur Achse aufzurichten. Auf diese Weise bildet jedes Kelchblatt den bereits erwähnten Sattel.

In Abb. 1 d ist der Anschluß der Blätter der inneren Blütenhülle *Sp* an die Achse erfolgt. In jeden Sporn tritt ein kräftiges Bündel ein, das sich nach beiden Seiten verzweigt. Aus dem Vorhandensein nur eines Gefäßstranges, analog dem bei den Staubblättern, schließt man ebenfalls auf eine besonders enge Beziehung der Blätter der inneren Blütenhülle zu den Antheren, die sich, wie wir bereits sahen, in den mancherlei Umbildungen und Übergangsformen dieser beiden Blatt-Typen kund tut.

Abb. 1 e. Die zu Spornen umgebildeten Blütenblätter entfalten nun im oberen Teile ihre Spreite. Rechts in der Abbildung sieht man in der Tiefe noch gerade den oberen Rand *R* der Spornröhre des Kronblattes *Sp 3*. Aus der Deckung folgt, daß das vordere Blatt links *Sp 1* das erste einer rechtsläufigen Schraube mit der Divergenz $^2/_5$ ist. Dieser Wechsel im Umlaufssinne ist bei Ranunculaceen nicht selten, wenngleich im allgemeinen, auch bei *Aquilegia alpina* L., die einmal eingeschlagene Richtung in allen Quirlen beibehalten wird. Die einzelnen Staubblätter *A*, von denen jedes mit einem Gefäßbündel versehen ist, beginnen auf dieser Höhe sich von der Achse zu trennen. Die der äußeren Blütenhülle superponierten Staubblattreihen *A 1* sind in der Entwicklung voraus. Das zweite Staubblatt ist in allen Fällen deutlich von der Achse gelöst, und vielfach beginnt bereits in dieser Schnittregion sich ein drittes abzugliedern. Dagegen bilden die der Krone vorgelagerten Staubblattzeilen *A 2* eine zweite Gruppe, bei der erst jeweils die zweiten Antheren von der Blütenachse gelöst sind. Payer (1857, S. 246) schreibt dazu: „Ces verticilles apparaissent successivement de bas en haut: le premier verticille d'étamines alternes avec les pétales d'abord, le premier verticille d'étamines superposées aux pétales ensuite.“ In der Blütenachse hat sich bereits das Leitungsgewebe in viele kleine Bündel *G* aufgelöst, die die weiter oben gebildeten Antheren versorgen sollen.

Abb. 1 f. Sämtliche Antherenkreise der Knospe sind im Schnitt getroffen; die zuerst entstandenen zeigen bereits die vier Fächer ihrer Staubbeutel, die hier weder ausgesprochen extrors noch intrors ausgebildet sind. Mit der inneren Blütenhülle alternieren sechs fertile Staubblattquirle *A 1*, mit der äußeren fünf *A 2*. Dazu kommen noch zwei Staminodialkreise *St*, von denen der erste *St 1* der Krone, der zweite *St 2*

dem Kelche vorgelagert ist. In anderen Knospen fand ich im ganzen nur zehn fertile Quirle, die dann natürlich eine umgekehrte Stellung der beiden Staminodialkreise bedingen.

Mit Abb. 1 g kommen wir in die Region der Fruchtblätter *Ca 1—Ca 5*. Sie bilden einen Fünferquirl, der mit dem inneren sterilen Staubblattkreis abwechselt. An ihrer Basis sind die Carpelle noch miteinander verwachsen, trennen sich aber dann sehr bald in fünf isolierte Balgfrüchte, die an ihrer Bauchnaht die in vielen Etagen übereinander gereihten paarigen Samenanlagen *Sa* tragen.

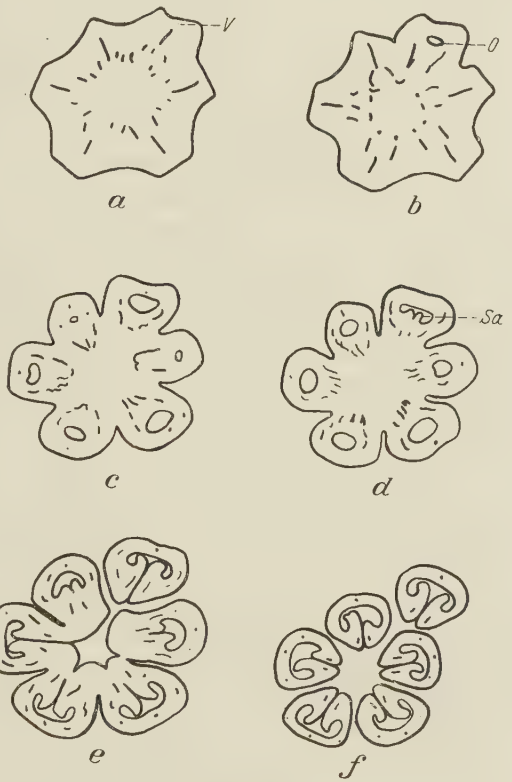


Abb. 1a—f. Die Fruchtblätter einer Knospe von *Aquilegia alpina* L. in verschiedenen Höhen geschnitten. *V* Vorwölbung eines Carpells, *O* Fruchtblatthöhle, *Sa* Samenanlagen. Vergr. 28:1.

Die Variabilität, die in der Zahl der ausgebildeten Antherenquirle zu beobachten ist, kehrt im Gynaeceum wieder, wenn auch hier nicht immer die überzähligen Kreise in *voller* Zahl ausgebildet werden. A. Braun bei Engelmann (1832) und Masters (1862) erwähnen nach Penzig (1921) schon eine „multiplicatio verticilli gynoecei". Heinricher (1881, S. 493) beschreibt für kultivierte Formen von *Aquilegia vulgaris* L. einzelne Fälle, bei denen zwei fünfgliedrige Carpellkreise ausgebildet waren. Ebenso charakterisiert Hegi *Aquilegia* durch ein bis zwei fünfzählige Fruchtblattkreise, erwähnt aber, daß *Aquilegia alpina* L. meist nur fünf Carpelle besitzt. Scherer (1910, S. 745) beobachtete, daß *Aquilegia alpina* L. zwar manchmal weniger als fünf, etwa nur drei, häufiger aber mehr, bis acht Fruchtblätter aufweist. Ich fand bei *Aquilegia alpina* L. vielfach sechs ausgebildete Carpelle; zum Teil waren sogar sieben und mehr vorhanden. Daß es sich hier um Glieder verschiedener Quirle handelt, wird wohl aus den Textabb. 1a—f ersichtlich, die einer Serie von Schnitten durch eine Knospe entnommen sind. Dabei ist zu beachten, daß

die einzelnen Blütenteile von *Aquilegia* in acropetaler Folge entstehen (Payer, 1857). Abb. 1a zeigt an der Blütenachse sechs Vorwölbungen, von denen die in der Zeichnung rechts oben gelegene *V* schon am weitesten entwickelt ist. Der Vorsprung wird noch deutlicher in Abb. 1b, wo dieses Carpell bereits die Höhlung *O* für die Samenanlagen aufweist. Die anderen Fruchtblätter folgen in der Entwicklung nach (Abb. 1c). Das nächste Bild (Abb. 1d) bestätigt, daß sich auch die Samenanlagen *Sa* in dem bereits besonders erwähnten Carpell auf einer früheren Schnitthöhe einstellen als bei allen anderen. Während fünf Carpelle an der Basis noch mehr oder weniger im Zusammenhang bleiben, erscheint das sechste nach außen abgedrängt (Abb. 1e). In einer noch höheren Region bilden diese fünf Fruchtblätter einen ganz normalen einheitlichen Quirl, das sechste steht vollkommen für sich, wie es scheint als Rest eines zweiten, weiter außen gelegenen Fruchtblattkreises (Abb. 1f). Das Vorhandensein dieses sechsten Carpells ändert den Plan der Knospe dahin ab, daß in der Staubblattzeile, der dieses überzählige Fruchtblatt superponiert ist, eine fertile Anthere ausfällt. Hierin liegt vielleicht auch ein Hinweis darauf, daß in der Anlage noch beide Geschlechtscharaktere ruhen und es nur des einen oder anderen Anstoßes bedarf, damit entweder eine Anthere oder ein Carpell ausgebildet und dabei das eine Geschlecht unterdrückt wird.

2. *der zygomorphen Blüte von Delphinium elatum* L. Neben den plastischen Aufbau von *Aquilegia* möchte ich noch den einer zygomorphen *Ranunculaceen*-Blüte stellen. Ich wähle dafür *Delphinium elatum* L. Die zygomorphe Ausgestaltung ist zweifellos etwas stark Abgeleitetes, das sich aber hier mit primitiven Merkmalen verknüpft. Das kommt besonders in der schraubigen Anordnung, vornehmlich bei Staub- und Fruchtblättern, zum Ausdruck. Gerade die Gattung *Delphinium* ist von jeher Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen, in denen vor allem auch auf das Auseinanderfallen der beiden Sektionen *Delphinium* und *Consolida* in bezug auf Anzahl und Stellung der Blumenkronblätter hingewiesen wird. Ich erwähne die Arbeiten von Payer (1857), A. Braun (1858), Rossmann (1862), Baillon (1863, 1867), Hofmeister (1867), Eichler (1878), Goebel (1886), Duchartre (1888), Schrödinger (1909) und Troll (1928). Eine reichhaltige Zusammenstellung teratologischer Fälle mit einem ausführlichen Verzeichnis der zugehörigen Literatur findet sich bei Penzig (1921).

Die plastischen Bilder der Tafel XI, Abb. 2a—i, sind nach Querschnitten durch eine junge Knospe von etwa 2,5 mm Durchmesser ausgeführt (schiefe Parallelprojektion unter 45°, Verkürzung auf $^1/_2$). Kelch- und Kronblätter sind rechtsläufig aneinandergereiht.

Abb. 2a. Das α-Vorblatt tritt links aus der Achse heraus. Im Hintergrunde sieht man den von Kelchblatt *K 2* gebildeten Sporn.

Auf der nächsten Höhe (Abb. 2 b) erscheint das α-Vorblatt im oberen Teile bereits von der Achse gelöst; die Anheftungsstelle ist noch sichtbar. Rechts gliedert sich das β-Vorblatt ab.

In Abb. 2 c sind die beiden Sporne der Kronblätter *C 2* und *C 5* tangential angeschnitten; sie stecken in der von Kelchblatt *K 2* gebildeten, für beide gemeinsamen Hülle. Der mittlere Teil der Blütenachse ist von einem mehr oder weniger schwammigen Gewebe erfüllt.

In der nächst höheren Region (Abb. 2 d) tritt das gespornte Kelchblatt *K 2* in Verbindung mit der Achse. Links schiebt sich ein Zipfel von Kelchblatt *K 4* in den äußeren Sporn.

Im nächsten Bild (Abb. 2 e) wiederholt sich rechts ein gleiches für das fünfte Kelchblatt *K 5*. Das Kelchblatt *K 2*, das im unteren Teile eine geschlossene Röhre bildet (Abb. 2 a), beginnt bereits seine Spreite zu entfalten, und *K 4* finden wir in Verbindung mit der Achse wieder. Die beiden Sporne *C 2* und *C 5* der inneren Blütenhülle sind ebenfalls auf dieser Höhe an der Blütenachse inseriert.

Abb. 2 f. Es lassen sich deutlich fünf Kelchblätter *K 1*—*K 5* unterscheiden. Die beiden bereits erwähnten Kronblätter *C 2* und *C 5*, die bei *Delphinium elatum* als Nektarblätter funktionieren, bilden in dieser Region keine geschlossenen Röhren mehr. Zwischen ihnen hat sich ein Staubblatt *A* von der Achse abgelöst. Links ist ein weiteres Kronblatt *C 7* angeschnitten.

Abb. 2 g. Die Deckung der beiden Nektarblätter so, daß *C 2* über *C 5* greift, erscheint wenigstens angedeutet. An Kronblatt *C 7* ist die angelegte „Honig"tasche *Ht* sichtbar, die aber funktionslos bleibt (Schrödinger, 1909). *C 7* entsprechend taucht auf der rechten Seite Kronblatt *C 8* auf. Bemerkenswert sind die in der Abbildung unten links hinter Kelchblatt *K 1* auftretenden rückgebildeten Kronblätter *C 1* und *C 4*, kleine, kaum differenzierte Höcker, die, bei einer Schnittdicke von 10 μ, in etwa sieben Schnitten zu sehen sind. Außerdem erscheinen bereits mehrere Staubblätter, von denen jedes von einem Gefäßbündel durchzogen wird.

Abb. 2 h. Der Kelch läßt deutlich eine rechtsläufige $^2/_5$-Stellung erkennen. Die eigentümlichen Deckungsverhältnisse, die darin bestehen, daß die Kronblätter *C 7* und *C 8* *C 2* und *C 5* übergreifen, deuten sich auf dieser Höhe an. Schrödinger (1909, S. 4) bemerkt dazu: „Durch eine eigentümliche, bei allen Arten gleichsinnig vollzogene Wendung ihres Nagels treten *7* und *8* hart an die Spornkronblätter heran." Hinter Kelchblatt *K 3* zeigen sich die nur unvollkommen ausgebildeten Kronblätter *C 3* und *C 6*.

Abb. 2 i bringt das eigentliche *Delphinium*-Diagramm. Da die Querschnitte senkrecht zur Blütenachse geführt sind, diese aber gegen die Knospe etwas geneigt ist (Abb. 2 k, Längsschnitt mit eingetragener

Orientierung des Querschnittes), erklärt es sich, daß gewisse Antheren an der äußeren Peripherie schon in Höhe ihrer Staubfächer getroffen worden sind. Innerhalb der acht Blütenblätter, die rückgebildeten mit eingerechnet, baut sich je eine Staubblattzeile auf. Die erste Anthere kommt hinter Kronblatt *C 1* zu stehen. Allerdings ist das Kronblatt *C 1* selbst in dieser Höhe auf dem Schnitt nicht mehr sichtbar, da es schon sehr früh in der Entwicklung zurückbleibt. Die Orientierung wird durch einen Blick auf Abb. 2 g, in der das rückgebildete Kronblatt *C 1* angeschnitten ist, ermöglicht. Die an das erste Staubblatt in Richtung der Kelchwindung anschließende Achterschrägzeile umfaßt die Glieder 9, 17, 25, 33. Schrödinger (1909, S. 21) möchte die Stellungsverhältnisse im Androeceum lediglich durch diese Achterparastichen charakterisiert wissen, zumal „nur die Achterzeilen wirklichen Kontakt der Staubblätter zeigen und mit Anfangsgliedern beginnen, die wirklich am Rande stehen". Trotzdem möchte ich es vorziehen, wenn man nun schon einmal von einer Kelchstellung nach $^2/_5$, einer Kronstellung nach $^3/_8$ spricht, auch für die Beschreibung der Anordnung der Antheren den Divergenzwinkel heranzuziehen. Die vorliegende Abbildung bestätigt den von A. Braun (1858) und Eichler (1878) für *Delphinium elatum* L. angegebenen Divergenzwinkel von $^8/_{21}$; d. h. Staubblatt 22 steht wieder fast genau über dem ersten. Die drei Fruchtblätter *Ca 1—Ca 3* setzen die Staubblattschraube fort.

b) Einordnung einiger untersuchter Fruchtformen nach rein morphologischen Gesichtspunkten.

Im Anschluß an die Schilderung des morphologischen Gesamtaufbaues der Blüten zweier Arten möchte ich mich nun ganz der Ausgestaltung der Carpelle zuwenden und sowohl bezüglich der Samenanlagen wie des anatomischen Baues der Fruchtblätter vom Primitiven zum Abgeleiteten fortschreiten. Die einzelnen Fruchtformen der *Ranunculaceen* sind schon in der Art der Ausbildung ihrer Samenanlagen durch gleitende Übergänge miteinander verbunden. Am Anfang steht die Balgfrucht mit zahlreichen Makrosporangien, die sämtlich entwicklungsfähig sind. Die Nußfrucht, die noch Schlüsse auf ihre Ableitung zuläßt, tritt uns in solchen Formen entgegen, bei denen neben einer wohl ausgebildeten Samenanlage noch etwa drei Paar in der Entwicklung zurückbleibende Höcker sichtbar sind. Das Extremum, die Nuß, in der wirklich nur noch ein einziges Makrosporangium angelegt und ausgebildet wird, ist in der Gattung *Ranunculus* selbst erreicht.

Ich versuche im folgenden, zunächst lediglich nach morphologischen Gesichtspunkten, einige Gattungen der Familie bezüglich der Ausgestaltung ihrer Carpelle zueinander in Beziehung zu setzen. Dabei wird in besonderer Weise Gelegenheit sein, die Überkreuzung primitiver und ab-

geleiteter Eigenschaften zu verfolgen. Eine in allen ihren Merkmalen primitive Pflanze wird sich nicht mehr nachweisen lassen. Es sei mir hier gestattet, die in Frage kommenden Argumente noch einmal kurz zusammenzustellen.

Als primitivste Fruchtform ist die Balgfrucht fast allgemein anerkannt. Ihre große Ähnlichkeit mit einem zusammengefalteten Blatt, wie es bei *Paeonia* noch am deutlichsten ist, verbunden mit einer möglichst weitgehenden Isolierung der Fruchtblätter, Apokarpie, räumt ihr diesen Platz ein. Diesem Typ kommt unter den von mir untersuchten Formen *Aquilegia alpina* L. (Abb. 2) am nächsten. Die Balgfrüchte sind hier insofern schon etwas modifiziert, als ihr oberer Teil in einen langen Schnabel ausgezogen ist, der keine Samenanlagen mehr trägt. Daß dieser Teil ursprünglich auch dafür bestimmt war, Samenanlagen zu produzieren, erhellt aus den Untersuchungen von Smith an *Trollius* (1926, S. 24, Abb. 27). Hier liegt ein Fall vor, wo die vom ventralen Bündel an die Samenanlagen abgegebenen Seitenzweige auch noch im oberen Teile auftreten, trotzdem dort bereits die Ausbildung von Makrosporangien unterbleibt. Eine Parallelerscheinung finden wir im Formenkreis der *Geraniales*. Bei den *Oxalidaceen* gibt es Arten, deren langgestreckte Carpelle von unten bis oben an den Placenten mit Samenanlagen besetzt sind. Die Fruchtblätter von *Geranium* und *Erodium* dagegen enthalten nur noch im unteren Teile funktionsfähige Samenanlagen, sind aber in einen langen Schnabel ausgezogen, in dem sich noch deutlich die fünf Fächer verfolgen lassen, die aber steril bleiben. Mit den zahlreichen, mit zwei Integumenten versehenen Makrosporangien, bei *Aquilegia alpina* L. etwa 20—26, verknüpft sich bei allen balgfrüchtigen *Ranunculaceen* eine geringe Zahl der Carpelle innerhalb einer Blüte. Diese kleine, vielfach auf fünf oder drei festgelegte Gliederzahl ist als abgeleitet zu werten.

Ausgehend von der Balgfrucht als Grundform möchte ich weiterhin einzelne Reihen verfolgen, eine über *Adonis* zu *Myosurus* und *Ranunculus*, eine zweite und dritte zu *Clematis* und *Anemone*, eine vierte zu *Nigella* (vgl. Zusammenstellung S. 205).

Die Früchte von *Adonis autumnalis* L. (Abb. 3) erscheinen, mit einer Balgfrucht verglichen, stark gestaucht. Aber auf dem Längsschnitt erkennt man neben einer wohl ausgebildeten, mit zwei Integumenten versehenen Samenanlage im basalen Teile noch drei Paar in der Entwicklung zurückbleibende Makrosporangien, die in gleicher Weise wie die Samen der Balgfrucht an den eingeschlagenen Rändern des Carpells aufgereiht sind. Allein schon die Anwesenheit dieser paarigen verkümmerten Samenanlagen macht den Anschluß an die primitivere Balgfrucht sehr wahrscheinlich. Doch läßt sich diese Tatsache auch noch, wie wir später sehen werden, durch anatomische Merkmale erhärten. Da die basale Samenanlage den ganzen unteren Raum der Fruchtblatthöhle allein ein-

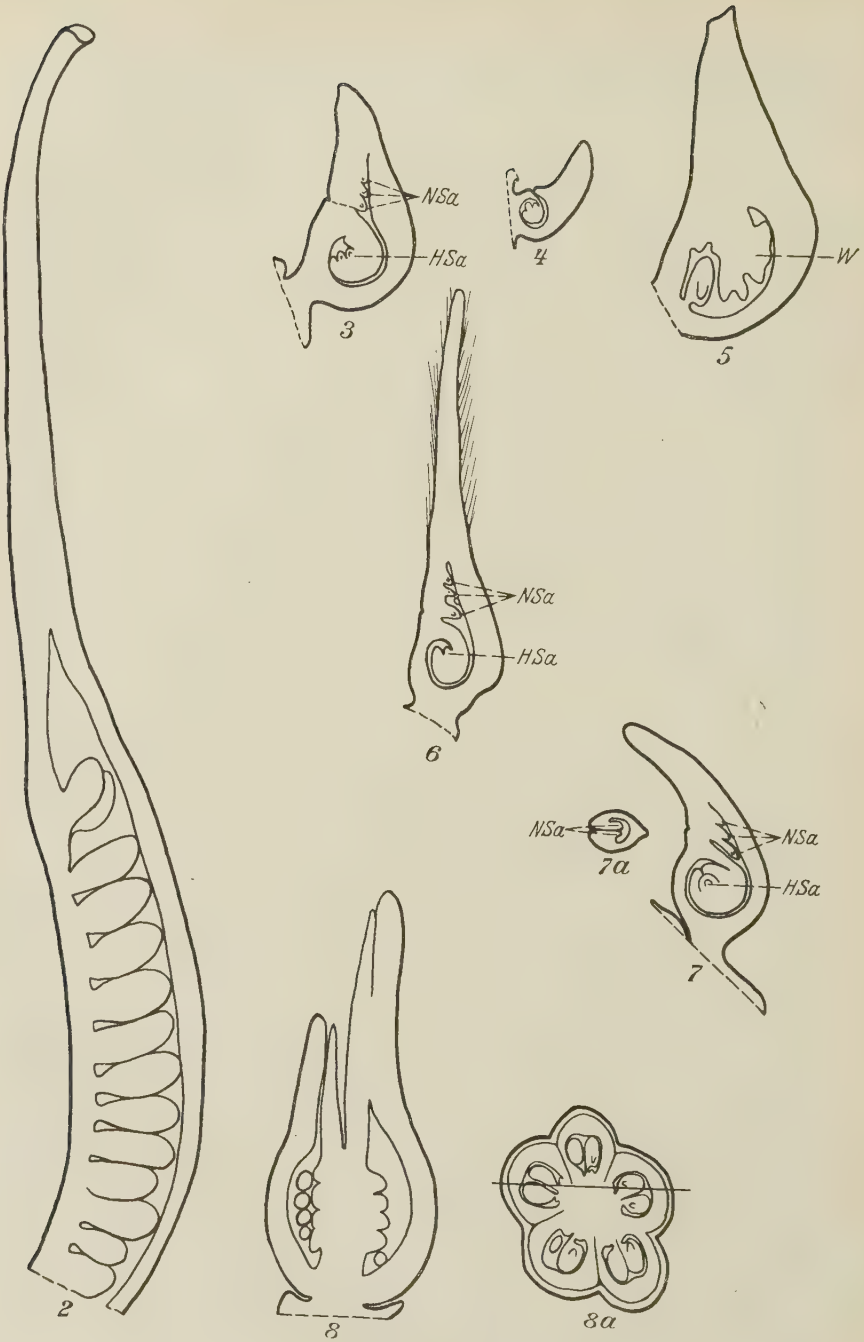
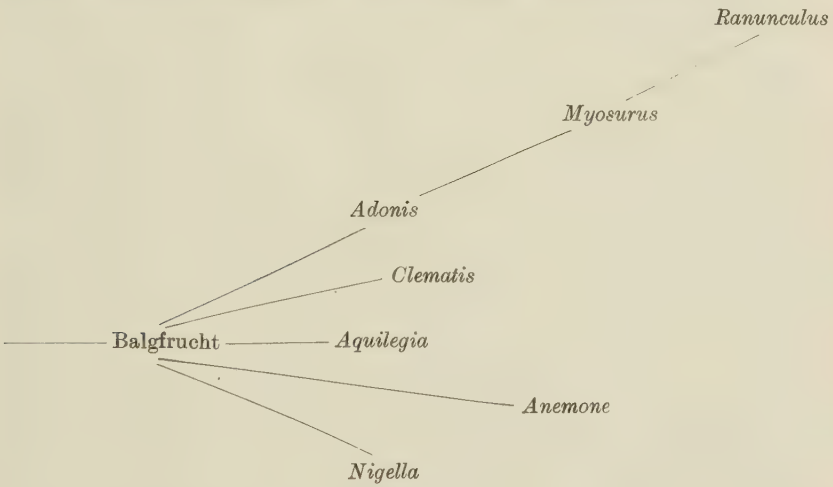


Abb. 2–8.

nimmt, wird die besondere Art ihrer Anheftung und Einkrümmung möglich. Mit der Reduktion auf *eine* funktionsfähige Samenanlage, etwas Abgeleitetem, verbindet sich bei *Adonis* das Primitive, das in einer großen Zahl von Carpellen, die in schraubiger Anordnung auf einer langen Achse stehen, zum Ausdruck kommt.

Diese primitiven Merkmale finden wir bei *Myosurus* (Abb. 4) wieder, den ich daher von hier aus an *Adonis*artige Formen anschließen möchte. Es fehlen aber bereits in der Anlage die rückgebildeten Makrosporangien im oberen Fruchtblattanteil.

In gleicher Weise liegen bezüglich der Zahl der Samenanlagen die Verhältnisse bei *Ranunculus* (Abb. 5). Die Anordnung der Fruchtblätter in großer Zahl auf langer Achse führt über viele Zwischenstufen schließlich



zu Arten, bei denen auf einer gestauchten Blütenachse nur noch wenige Carpelle entwickelt sind: *Ranunculus millefoliatus, nissanus, sceleratus, muricatus, . . . arvensis*. Bei *Ranunculus millefoliatus* und *nissanus* wird die Achse des Fruchtstandes $1^1/_2$ cm lang und länger. Die einzelnen Fruchtblätter sind etwa zu 12 um die Achse angeordnet und stehen in ungefähr 15 Etagen übereinander. Die Länge der Fruchtköpfchen von

Abb. 2—8. Längsschnittbilder junger Carpelle. Größenverhältnisse gewahrt mit Ausnahme von *Nigella arvensis* L., das doppelt so groß gezeichnet werden müßte. *HSa* Hauptsamenanlage, *NSa* Nebensamenanlagen.

Abb. 2. Balgfrucht von *Aquilegia alpina* L. — Abb. 3. Nußfrucht von *Adonis autumnalis* L. — Abb. 4. Nußfrucht von *Myosurus minimus* L. — Abb. 5. Nußfrucht von *Ranunculus muricatus* L. *W* angeschnittene vordere Fruchtwand. — Abb. 6. Nußfrucht von *Clematis recta* L. — Abb. 7. Nußfrucht von *Anemone nemorosa* L. — Abb. 7a. Querschnitt durch das Carpell von *Anemone nemorosa* L. in Höhe der unvollkommen entwickelten, paarig angelegten Nebensamenanlagen *NSa*. — Abb. 8. Syncarpes Gynaeceum von *Nigella arvensis* L. — Abb. 8a. Querschnitt durch die 5 verwachsenen Fruchtblätter von *Nigella arvensis* L. Darin ist die Richtung des Längsschnittes Abb. 8 angegeben.

Ranunculus sceleratus beträgt gut $^1/_2$ cm. In einer Reihe von unten nach oben zählt man etwa fünf Fruchtblätter, im Umkreis durchschnittlich zehn. 15—20 Carpelle setzen den Fruchtstand von *Ranunculus muricatus* zusammen, während schließlich bei *Ranunculus arvensis* im ganzen nur noch etwa sieben Carpelle, die fast auf einer Höhe sitzen, ausgebildet werden. Mit der reichen Anzahl von Fruchtblättern verbindet sich stets eine geringe Größe der Carpelle und umgekehrt. Die größten, aber auch die wenigsten Früchte besitzt *Ranunculus arvensis*.

Clematis- (Abb. 6) und viele *Anemone*-Arten (Abb. 7 und 7 a) zeigen auf der vielfach nur wenig kegelförmig vorgeschobenen Blütenachse zahlreiche Fruchtblätter. Neben einer funktionsfähigen finden sich meist auch in der Entwicklung weit zurückbleibende Samenanlagen, gewöhnlich drei Paar. Darin, daß noch mehrere Makrosporangien angelegt werden, zeigt sich die Verwandtschaft mit der Balgfrucht. Doch scheint dieses Merkmal bei einigen Vertretern der Gattung *Anemone* mehr und mehr zurückzutreten. Schon Bessey (1898) erwähnt eine weitere Entwicklung der Nebensamenanlagen bei *Clematis ligusticifolia* im Gegensatz zu *Anemone Caroliniana*. Auch mir erschien es nach Längs- und Querschnitten durch Fruchtblätter von *Anemone Pulsatilla*, als ob in Zahl und Weiterentwicklung diese überhaupt schon nur unvollkommen ausgebildeten Samenanlagen hinter denen von *Clematis* zurückblieben. Leider habe ich nicht genügend viele Fruchtblattstände von *Anemone Pulsatilla* daraufhin prüfen können, um hier eine endgültige Aussage zu machen. Die Carpelle sind bei *Clematis* und *Pulsatilla* langgestreckt, bei *Anemone* im allgemeinen mehr gestaucht. Primitive Merkmale, abgesehen von der großen Zahl der Fruchtblätter, sind bei diesen Gattungen weniger ausgeprägt als bei *Adonis*.

Eine besondere Art der Fruchtblattausbildung erfährt *Nigella* (Abb. 8 und 8 a), das ein partiell syncarpes Gynaeceum besitzt. Doch ist die nahe Beziehung zur Balgfrucht sehr deutlich. Trotz Verwachsung sind die einzelnen Fruchtblätter, die das Ganze aufbauen, gut zu unterscheiden. Jedes einzelne erscheint, bezüglich Zahl, Ausbildung und Anheftung der Samenanlagen als eine Balgfrucht für sich. Die oberen Teile sind noch völlig isoliert. Die Anzahl der zu einem Fruchtknoten verwachsenen Carpelle, normal fünf, ist häufig auf drei oder vier reduziert, kann aber auch einmal mehr als fünf betragen. Goebel (1923) nimmt für *Nigella damascena* an, daß diese Erscheinung mit Ernährungsverhältnissen zusammenhängt, da sich Reduktionen gegen Ende der Vegetationsperiode häufen. Diese Beobachtung kann ich für *Nigella arvensis* bestätigen, muß aber hinzufügen, daß vielfach auch in den zuerst gebildeten Blüten nur drei Fruchtblätter vorhanden sind. Doch würde diese Tatsache ebenfalls in der angedeuteten Weise zu erklären sein, da zu Beginn der Wachstumszeit die Assimilationsbedingungen oft noch nicht günstig sind.

Die im wesentlichen in diesem Abschnitt noch einmal zusammengestellten primitiven und abgeleiteten Merkmale habe ich zum Teil in einfachen Umrißzeichnungen (Abb. 2—8) festzuhalten versucht und dabei mich bemüht, soweit wie möglich, die relativen Größenverhältnisse zu wahren. Nur bei *Nigella* (Abb. 8 und 8 a) muß man sich Längs- wie Querschnitt im Vergleich zu den anderen dargestellten Fruchtblättern doppelt so groß denken. Die Anordnung ist den oben ausgeführten Überlegungen entsprechend gewählt.

c) Bau und Entwicklung der Samenanlagen

1. *in der Balgfrucht von Aquilegia alpina* L. Das apocarpe Gynaeceum von *Aquilegia* ist aus typisch an der Bauchnaht aufspringenden Balgfrüchten zusammengesetzt. Antholysen dieser Gattung haben nach eingehender Prüfung und Beurteilung die Foliolartheorie Celakovskys stark erhärtet (Rossmann, 1855; Pax, 1882; Celakovsky, 1882). Mottier (1895, S. 247 und 248) verdanken wir eine Untersuchung vornehmlich der ersten Teilungsschritte der Makrosporenmutterzelle bei *Aquilegia Canadensis* (Tafel 18, Abb. 21—30). Meine Abb. 9—14 zeigen aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Samenanlagen bei *Aquilegia alpina* L. Zur Orientierung habe ich die zugehörigen Fruchtblattquerschnitte als einfache Umriß-Abb. 9 a—13 a beigefügt und darin die vergrößert dargestellten Ausschnitte mit × bezeichnet. Auf dem Querschnitt (Abb. 9 b) durch eine junge Knospe von 2,4 mm Durchmesser erkennt man gerade die erste Vorwölbung der Samenanlage *Sa* am eingeschlagenen Fruchtblattrand. Der Carpelldurchmesser beträgt ungefähr 0,2 mm. Es treten bald neue tangentiale und radiale Wände auf, wodurch die Samenanlage in die Fruchtblatthöhle vorgeschoben wird (Abb. 10 b, Knospendurchmesser 3,5 mm, Carpelldurchmesser 0,31 mm). Die beiden folgenden Querschnitte (Abb. 11 b und 12 b) stammen aus derselben Knospe (Durchmesser 4,3 mm) und demselben Carpell (Durchmesser 0,34 mm), Abb. 11 b aus dem unteren, Abb. 12 b aus dem mittleren Drittel des Fruchtblattes. Im oberen Drittel würde die Ausbildung der Samenanlagen ebensoweit wie unten (Abb. 11 b) vorgeschritten sein, während die Mitte einen kleinen Vorsprung in der Entwicklung zeigt. Auf gleiche Beobachtungen weist schon Payer (1857, S. 246) bei *Aquilegia vulgaris* L. hin. Die radialen Zellreihen im Innern der Samenanlagen lassen sich zum Teil noch deutlich verfolgen und sind durch schärfere Konturen hervorgehoben. In der ersten subepidermalen Schicht fällt die Makrosporenmutterzelle *Ma* durch reichen Inhalt und einen großen Kern auf. In Abb. 11 b erscheinen die beiden inneren Integumente *i I* als kleine Höcker. Sie sind bereits weiter vorgeschoben in Abb. 12 b. An der mit × bezeichneten Stelle wird sich bald das äußere Integument bilden. Die Samenanlage beginnt sich seitlich einzukrümmen. Abb. 13 b stellt Nu-

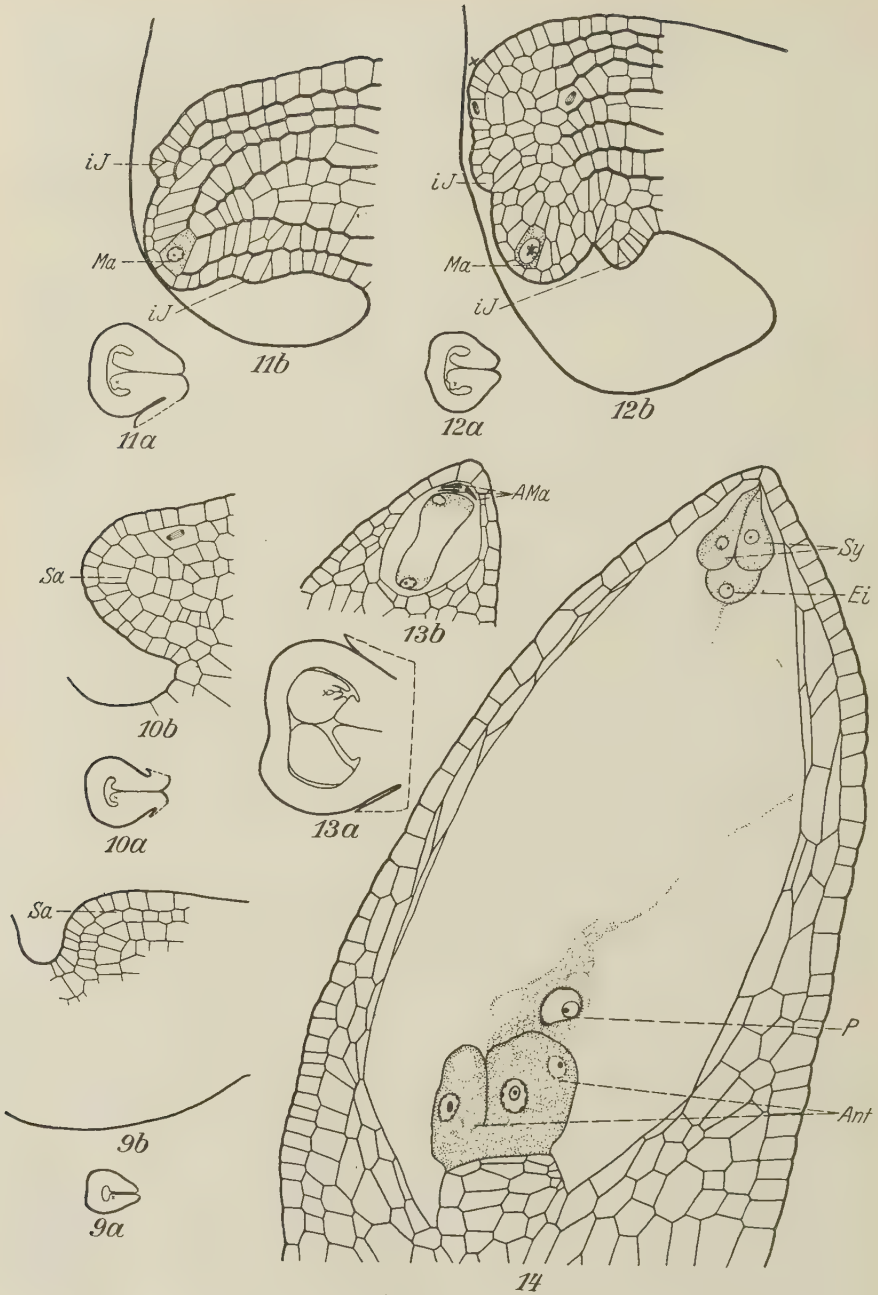

iJ
Ma
iJ
11b
11a
iJ
Ma
iJ
12b
12a
AMa
13b
13a
Sa
10b
10a
Sa
9b
9a
Sy
Ei
P
Ant
14

Abb. 9—14.

cellus und Embryosack aus einem Carpell von 0,8 mm Durchmesser dar. In diesem Entwicklungszustand sind beide Integumente fertig ausgebildet und umhüllen den Nucellus. Das äußere Integument ist fünf- bis sechsschichtig, das innere aus zwei bis drei Zellenlagen aufgebaut. Aus Raummangel habe ich in der vergrößerten Darstellung (Abb. 13 b) die Integumente fortgelassen. Abb. 13a (×) zeigt sie wenigstens im Umriß. Der Kern der Embryosackmutterzelle (Abb. 13 b) hat sich in zwei geteilt; sie liegen am oberen, bzw. unteren Ende im Plasma eingebettet und lassen eine große Vakuole zwischen sich. Im oberen Teile befinden sich noch die Reste der bei der Tetradenteilung gebildeten drei Abortivmakrosporen *AMa*. Ein Vierkernstadium habe ich leider nicht erhalten. In Abb. 14 ist aus zwei aufeinanderfolgenden Serienschnitten der fertige Embryosack aufgebaut worden. Die bei gleicher Vergrößerung aufgenommenen Zeichnungen (9 b—13 b, 14) veranschaulichen das starke Wachstum, das die Kernteilungen im Embryosack begleitet. Der obere Teil wird von den beiden birnförmig ausgestalteten Synergiden *Sy* und der Eizelle *Ei*, die am weitesten nach unten vorragt, eingenommen. Im unteren Teile sitzen auf einem „Zellpostament" die riesigen Antipoden *Ant*, von denen in der Abbildung zwei sichtbar sind. Die rechts gelegene ist bereits mehrkernig. Darauf, daß Mehrkernigkeit der Antipoden vorkommt, macht auch Huss (1906, S. 114) aufmerksam. Das Chromatin der Kerne erscheint wandständig; die Nucleolen sind von hellen Höfen, die auf Schrumpfungserscheinungen zurückzuführen sind, umgeben. Hier und da bilden sich in den Antipoden kleine Vakuolen. Ganz in der Nähe dieses Zellkomplexes liegt ein Polkern *P* in etwas Protoplasma eingebettet. Eine Aussage darüber, ob hier vielleicht schon ein Verschmelzungsprodukt der beiden Polkerne vorliegt, kann ich leider nicht machen.

2. *in der Nußfrucht von Clematis recta* L. *α) Bildung und Wachstumsweise der einen funktionsfähigen Samenanlage.* Eine Übergangsform von der Balg- zur Nußfrucht bietet *Clematis recta* L. Das Carpell öffnet sich hier nicht mehr; in seinem basalen Teile wird nur eine Samenanlage, die

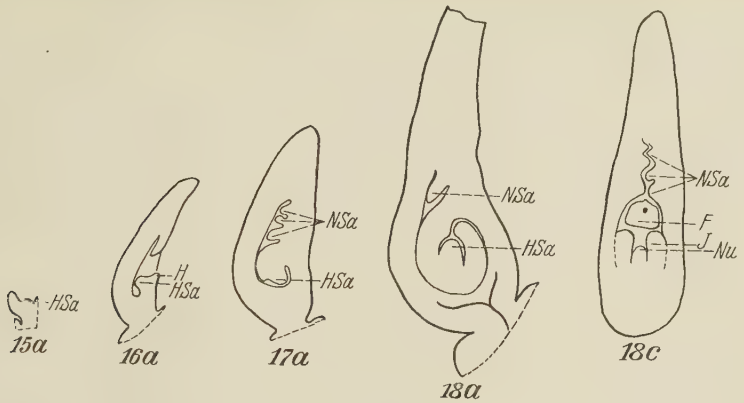
Abb. 9—14. Entwicklung der Samenanlagen von *Aquilegia alpina* L.

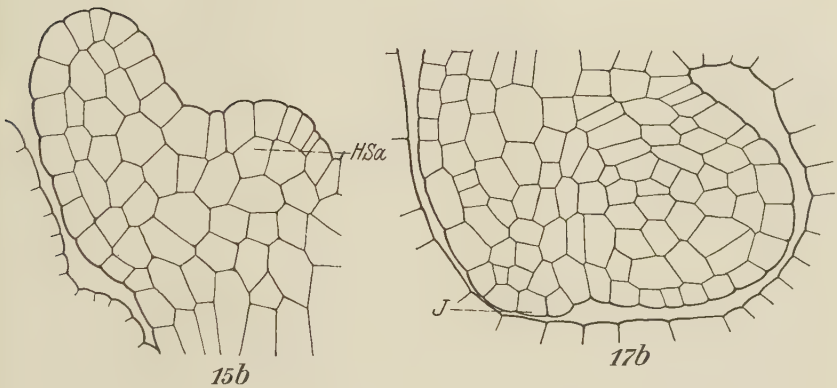
Abb. 9a. Querschnitt durch ein junges Fruchtblatt. Übersichtsbild. × die in Abb. 9b wiedergegebene Region. Vergr. 33:1. — Abb. 9b. Erste Anlage eines Makrosporangiums *Sa*. Vergr. 370:1. — Abb. 10a. Übersichtsbild eines Querschnittes durch ein Carpell, wenig älter als in Abb. 9a. × die in Abb. 10b vergrößerte Samenanlage. Vergr. 33:1. — Abb. 10b. Die Samenanlage *Sa* wächst aus dem Blattrand heraus, indem radiale und tangentiale Wände eingeschoben werden. Vergr. 370:1. — Abb. 11a. Übersichtsbild. Querschnitt durch den unteren Teil eines Carpells. × das in Abb. 11b vergrößert gezeichnete Makrosporangium. Vergr. 33:1. — Abb. 11b. In der ersten subepidermalen Schicht der Samenanlage fällt die Makrosporenmutterzelle *Ma* auf. *iI* Anlage des inneren Integumentes. Vergr. 370:1. — Abb. 12a. Übersichtsbild. Querschnitt durch den mittleren Teil desselben Carpells wie in Abb. 11a. × die in Abb. 12b vergrößert dargestellte Samenanlage. Vergr. 33:1. — Abb. 12b. Die Samenanlage ist der aus Abb. 11b ein wenig in der Entwicklung voraus. *Ma* Makrosporenmutterzelle, *iI* Anlage des inneren, × des äußeren Integumentes. Vergr. 370:1. In Abb. 11b und 12b sind die radialen Zellreihen in der Samenanlage durch dickere Konturen herausgehoben. — Abb. 13a. Übersichtsbild. Die Samenanlage ist von zwei vollständig entwickelten Integumenten umhüllt. × Region, die Abb. 13b vergrößert zeigt. Vergr. 33:1. — Abb. 13b. Nucellus und zweikerniger Embryosack. *AMa* Abortivmakrosporen. Vergr. 370:1. — Abb. 14. Fertig ausgebildeter Embryosack. *Ei* Eizelle, *Sy* Synergiden, *P* Polkern, *Ant* Antipoden. Vergr. 370:1.

später allein funktionsfähig ist, ausgebildet. Darüber sitzen aber noch drei Paar in der Entwicklung zurückbleibende Höcker, die in der Höhenlage ein klein wenig gegeneinander verschoben sind und in ihrer Stellung ganz an die der Samenanlagen in Balgfrüchten erinnern. Diese Verhältnisse zeigt deutlich die Umriß-Abb. 18 c, wo der Längsschnitt durch das Fruchtblatt senkrecht zur Medianebene geführt ist. Über Nucellus *Nu* und Integument *I* der Hauptsamenanlage ist ihr Funiculus *F* angeschnitten. Die Abb. 15 b—18 b verfolgen Entstehung und Einkrümmung der ausgebildeten Samenanlage von *Clematis recta* L. Ihre jeweilige Lage zur Gesamtform des Carpells wird durch die Umriß-Abb. 15 a—18 a veranschaulicht. Da diese sämtlich bei gleicher Vergrößerung aufgenommen sind, ermöglichen sie ebenfalls einen Vergleich bezüglich der Größe der einzelnen Entwicklungsstadien der Carpelle. Auf einem Längsschnitt durch eine Blütenknospe von 1,4 mm Durchmesser erkennt man die Anlage des jungen Fruchtblattes, an dessen Basis sich eine kleine Vorwölbung, das spätere Makrosporangium, herausdifferenziert (Abb. 15 b). Das nächste Bild (Abb. 16 b, Knospendurchmesser 1,7 mm) zeigt, wie sich die Samenanlage ein wenig einkrümmt und in die Fruchtblatthöhle vorschiebt. Der kleine Höcker *H* bildet mit den beiden Carpellrändern, von denen der hintere noch ein wenig angedeutet ist, den Verschluß des Fruchtblattes in gleicher Weise wie bei *Anemone*- und *Ranunculus*-Arten (Payer, 1857; Bessey, 1898; Lonay, 1901). Das folgende Entwicklungsstadium (Abb. 17 b) gehört einer Knospe von etwa 2 mm Durchmesser an. Die Einkrümmung der Samenanlage ist weiter vorgeschritten. Links unten erkennt man die Anlage des einzigen Integumentes *I*. Ungefähr in diesem Alter würde sich auch die Makrosporenmutterzelle aus den benachbarten Zellen herausheben (Lonay, 1901), während im oberen Teile des Carpells bereits die unvollkommen bleibenden Samenanlagen auftreten. Die völlige Wiederaufkrümmung der funktionsfähigen Samenanlage ist in Abb. 18 b (Blütenknospendurchmesser 3 mm) erfolgt, wo auch das einzige Integument vollständig entwickelt ist. Es baut sich aus fünf bis acht Zellschichten auf. An der dorsalen Seite ersetzt der Funiculus *F* das Integument. Leider konnte in dieser Zeichnung nicht die gleiche Vergrößerung beibehalten werden. Untersuchungen über die Embryosackentwicklung der Hauptsamenanlage finden sich bei Guignard (1882) für *Clematis cirrhosa* (Tafel 5, Abb. 69—73, 77—80), bei Vesque (1879) für *Clematis Vitalba* (Tafel 16, Abb. 1—13) und bei

Abb. 15—18. Entwicklung der Hauptsamenanlage von *Clematis recta* L.

Abb. 15a—18a. Übersichtsbilder von Längsschnitten durch verschiedene, aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Carpelle von *Clematis recta* L. *HSa* Haupt-, *NSa* Nebensamenanlagen. Vergr. 33:1. — Abb. 15b—18b. Die Hauptsamenanlagen *HSa* der Übersichtsbilder vergrößert. *H* der den Verschluß des Fruchtblattes mit bildende Höcker. *W* angeschnittene hintere Carpellwand, *I* einziges Integument, *Nu* Nucellus, *F* Funikulus. Abb. 15b—17b. Vergr. 370:1. Abb. 18b. Vergr. 168:1. — Abb. 18c. Längsschnitt senkrecht zur Medianebene des Carpells geführt. *NSa* paarige Nebensamenanlagen, *F* Funikulus, *I* Integument, *Nu* Nucellus. Vergr. 33:1.


HSa
15a
H
HSa
16a
NSa
HSa
17a
NSa
HSa
18a
NSa
F
J
Nu
18c


HSa
15b
J
17b

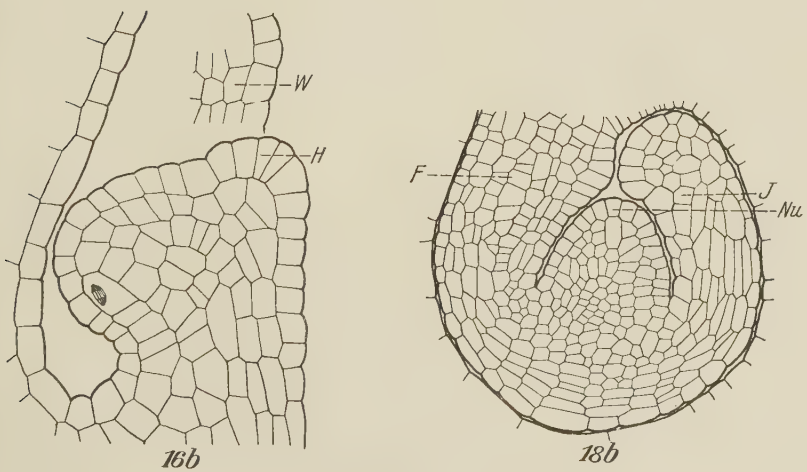

W
H
16b
F
J
Nu
18b

Abb. 15—18.

Souèges (1910) für *Clematis recta* und andere. Die letzte Arbeit geht vornehmlich auf die Embryonalentwicklung ein.

β) *Entwicklungsgeschichte der Nebensamenanlagen.* Die Bildungsweise der in der Entwicklung zurückbleibenden Samenanlagen von *Clematis recta* L. soll an der vollständigen Reihe (Abb. 19—26) erläutert werden. Kurze Hinweise auf das eine oder andere Entwicklungsstadium finden sich bei Guignard (1882, Tafel 5, Abb. 75, 76, *Clematis cirrhosa*); ebenso erwähnt Bessey (1898, S. 303) für die Nebensamenanlagen von *Clematis ligusticifolia*: „Some of them in fact having embryo sacs with two or four nuclei", eine, wie wir später sehen werden, nicht ganz korrekte Ausdrucksweise. Meine Abb. 19 a, 19 b sind Längsschnitten durch junge Blütenknospen von etwa 2 mm Durchmesser entnommen. Direkt unter der Epidermis fallen eine oder auch mehrere Zellen durch ihren Plasmareichtum und die Größe ihrer Kerne auf. Das Chromatin erscheint in einem Bezirk des Kernes stark zusammengeballt, so daß man versucht sein möchte anzunehmen, es läge hier ein Synapsisstadium vor. Das Auftreten doppelter Anlagen von Makrosporenmutterzellen, ja die vollständige Ausbildung mehrerer Embryosäcke ist für *Ranunculaceen* nichts Außergewöhnliches. So zeigt Mottier (1895) dieses Verhalten bei funktionsfähigen Samenanlagen von *Delphinium tricorne* (Tafel 17, Abb. 1, 3, 9) und von *Caltha palustris* (Tafel 17, Abb. 11 und 12). Guignard (1882) bildet auch eine in der Entwicklung zurückbleibende Samenanlage von *Clematis cirrhosa* ab (Tafel 5, Abb. 75), bei der zwei Zellen die Kernteilungen vollzogen haben. Ich möchte geradezu annehmen, daß die rückgebildeten Samenanlagen noch mehr zu dieser Art der Ausgestaltung neigen als die funktionsfähigen, da es mir bei ersteren mehrfach, bei letzteren gar nicht vorgekommen ist. Die Bildung des Integuments, die in der Hauptsamenanlage in diesem Stadium, wo die Makrosporenmutterzelle entsteht, einsetzt, unterbleibt hier ganz. In Abb. 20 (Knospendurchmesser wie für die vier folgenden Abbildungen: 3,02 mm) haben wir ein Zweikernstadium, wahrscheinlich das Ergebnis der Reduktionsteilung, vor uns.

Abb. 19—26. Vollständige Entwicklungsreihe der unvollkommen ausgebildeten Nebensamenanlagen von *Clematis recta* L. Vergr. 370:1.

Abb. 19a. Nebensamenanlage längs durchschnitten. *Ma* Makrosporenmutterzelle in der ersten subepidermalen Schicht. *Chr* das im Kern zusammengeballte Chromatin, Synapsisstadium. — Abb. 19b. Ein gleiches Entwicklungsstadium mit doppelter Anlage von Makrosporenmutterzellen *Ma*. — Abb. 20. Samenanlage mit zwei Kernen, die offenbar das Ergebnis einer Reduktionsteilung sind. — Abb. 21. Eine weitere Kernteilung wird ausgeführt. Die Chromosomen *Chr* beider Kerne sind im Äquator angeordnet. — Abb. 22. Das Ergebnis der Tetradenteilung sind vier Kerne, von denen drei in der Abbildung sichtbar sind. Die Anordnung der Kerne erinnert an eine Pollentetrade. — Abb. 23a und b. Dasselbe Entwicklungsstadium in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten einer Serie, die einander so ergänzen, daß sämtliche vier Kerne nachweisbar sind. Beachtenswert ist auch hier die doppelte Anlage in einem Makrosporangium. — Abb. 24a und b. Eine Größenzunahme der Samenanlage und ihrer Kerne ist zu konstatieren. Der Höhepunkt der Entwicklung ist damit erreicht. — Abb. 25. Die Kerne haben an Größe stark abgenommen. Die Wände der äußeren Zellschicht des Makrosporangiums sind verbeult. — Abb. 26. An Stelle der Samenanlage findet man einen einfachen Strang mit stark gebräunten und verfallenen Zellen, so daß keine Einzelheiten mehr eingezeichnet werden können.

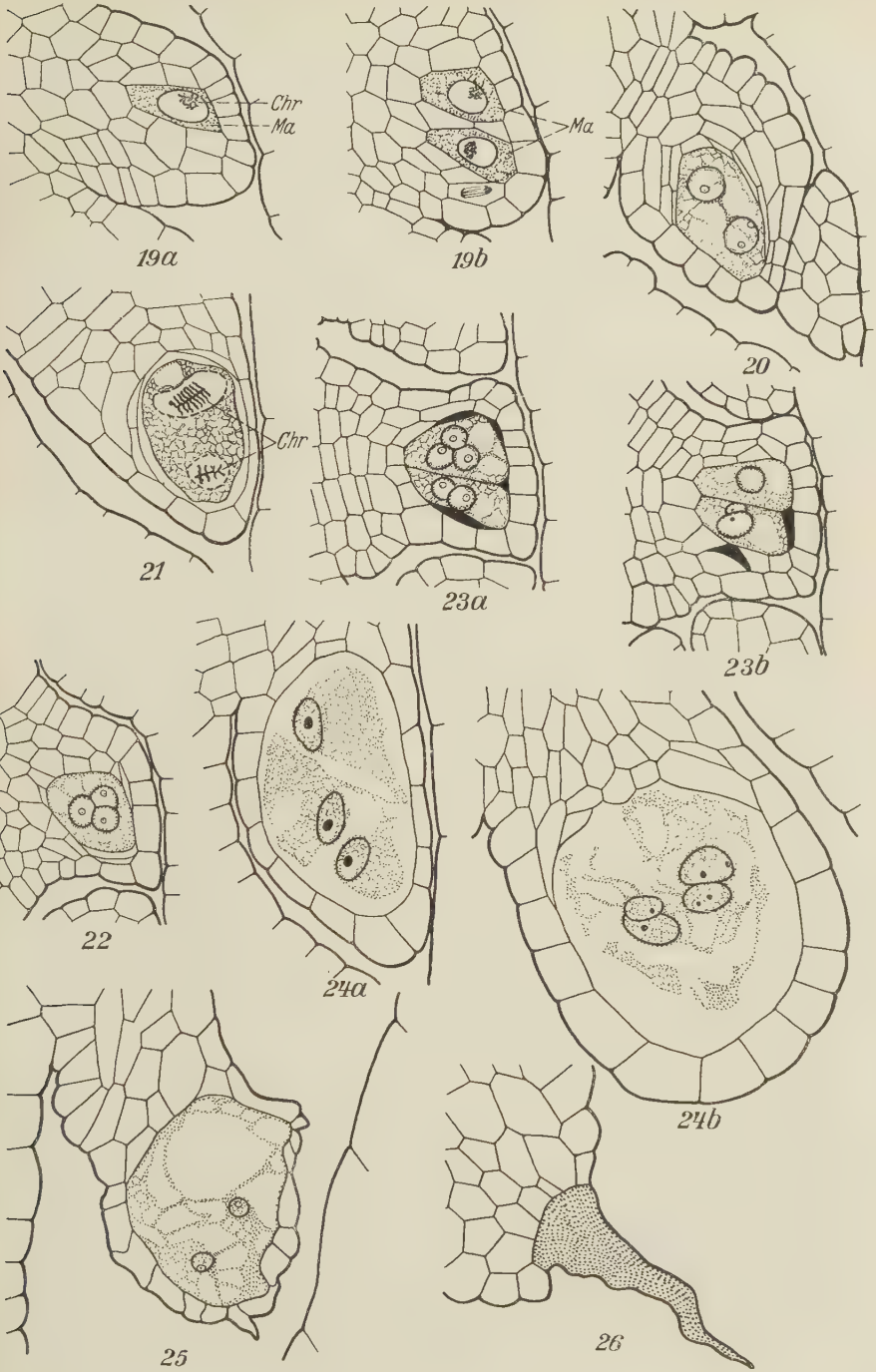


Abb. 19—26.

Das Plasma ist vakuoliger geworden, die Kerne selbst sind ziemlich groß, im unteren Kern erkennt man zwei Nucleolen. Eine weitere Kernteilung, die die Tetradenteilung vollendet, bereitet sich in Abb. 21 vor. In beiden Kernen sind die Chromosomen in den Äquator eingerückt. Das Resultat dieser zweiten Teilung sind vier Kerne, von denen Abb. 22 drei darstellt. Die gleiche Entwicklungsstufe ist nach den Abb. 23 a und b, die zwei aufeinanderfolgenden Schnitten der Serie entsprechen, in zwei nebeneinanderliegenden Zellen eines Makrosporangiums erreicht. Hier zeigt sich wieder die Erscheinung einer doppelten Anlage, wo beide Teile die Entwicklung durchführen. Die beiden Schnitte ergänzen einander so, daß in jeder der erwähnten Zellen die vier Kerne auffindbar sind. Nach der Art, wie sich diese in der Zelle angeordnet haben, besonders deutlich in Abb. 22 und 23 a (obere Zelle), ist der Vergleich mit einer Pollentetrade sehr naheliegend. Schon Guignard (1882, S. 165) sah sich veranlaßt, an dieses Stadium folgende Bemerkung zu knüpfen: „Parfois ces quatre noyaux sont disposés comme les quatre grains de pollen d'une cellule mère pollinique et séparés par des cloisons disposées en croix." Von den erwähnten Wänden sind allerdings in meinen Präparaten keine nachweisbar. Sie fehlen auch in Guignards Abbildungen (1882, Tafel 5, Abb. 75 und 76). Trotzdem möchte ich mich der hier angedeuteten Homologisierung anschließen. Die in Abb. 19a durch Plasmareichtum und Größe auffallende Zelle ist einer Makrosporenmutterzelle, nicht einer Embryosackmutterzelle (Makrospore) gleichwertig, zumal auch in der funktionsfähigen Samenanlage die acht Kerne des fertigen Embryosackes nicht einfach durch einen einzigen weiteren Teilungsschritt aus den vier Kernen der Tetradenteilung gebildet werden. Ich vermute, daß auch in den Nebensamenanlagen eine der beiden erwähnten Kernteilungen, wahrscheinlich die erste, mit Reduktion der Chromosomen verknüpft ist, so daß die vier Kerne der Abb. 22, 23 a und b den vier Kernen von vier Makrosporen homolog sind, von denen bei weiterer Entwicklung in den funktionsfähigen Makrosporangien gewöhnlich drei abortieren. Die Nebensamenanlagen bleiben insofern hinter den funktionsfähigen zurück, als sich hier keine Wände mehr ausbilden. Doch wäre noch eine größere Zahl von Untersuchungen erwünscht, um diese Fragen endgültig zu klären. Weitere Kernteilungen finden in den Nebensamenanlagen nicht mehr statt. Es ist höchstens noch eine Größenzunahme dieser Makrosporangien und ihrer einzelnen Kerne zu konstatieren (Abb. 24a und b, Carpelldurchmesser rund 0,6 mm; die Blüte ist gerade entfaltet). In den Kernen finden sich häufig mehrere Nucleolen. Die hellen Höfe, die sie umgeben, sind auf Schrumpfungserscheinungen zurückzuführen. Das Chromatin ist netzförmig verteilt. Mit diesem Stadium ist der Höhepunkt der Entwicklung erreicht. In Abb. 25 (Carpelldurchmesser 0,9 mm) sind die Wände der äußeren Epidermiszellen schon stark verbeult; das Cyto-

plasma ist von großen Vakuolen durchsetzt, und die Kerne, von denen zwei im Schnitt getroffen sind, haben offenbar sehr an Größe abgenommen. Der Verfall tritt nun rasch ein. Das Endergebnis stellt Abb. 26 dar, die nach einem Handschnitt durch ein Fruchtblatt von 1,57 mm Durchmesser ausgeführt ist. Während in der befruchteten Hauptsamenanlage bereits die ersten Embryonalstadien durchlaufen werden, sind die unvollkommen ausgebildeten Samenanlagen nur noch als stark gebräunte, in die Fruchtblatthöhle hineinragende Stränge nachweisbar. Die Zellen sind bereits so zerfallen, daß Einzelheiten nicht mehr eingezeichnet werden können.

d) Anatomischer Bau der Fruchtblätter.

1. *Entwicklungsgeschichtlich-anatomische Untersuchungen der Fruchtblattgewebe*: *α) in der Balgfrucht von Aquilegia alpina* L. Anatomische Befunde im Bau der Fruchtblätter werden die bisher durchgeführte Anordnung der untersuchten Carpellformen noch weiter stützen. Ich erinnere in diesem Zusammenhang an die Arbeiten über Fruchtblattanatomie der *Ranunculaceen* von Kraus (1866/67), Adlerz (1884), Wiegand (1894) und Lonay (1901, 1907). Die Blattanatomie der Balgfrucht, die ich bei *Aquilegia alpina* L. untersuchte, zeigt die primitivsten Verhältnisse. Die vergrößert dargestellten Fruchtblattausschnitte sind durch × und × × in den beigegebenen Umrißabbildungen der Querschnitte bezeichnet. In einem jungen Carpell von 0,2 mm Durchmesser sind meist sieben Zellreihen angelegt. Lonay (1901) findet dieselbe Zahl für *Aquilegia vulgaris* L. und *Aquilegia chrysantha* A. Gr. Eine weitere, unregelmäßigere Aufteilung erfolgt nur in der Nähe der Gefäßbündel. Der Querschnitt (Abb. 27 b, Ausschnitt aus Abb. 27 a ×) ist gerade durch eine solche Region geführt. Die Zellen des Procambiumstranges des späteren dorsalen Bündels heben sich durch ihr wesentlich kleineres Lumen heraus. Die Zahl der angelegten Zellreihen bleibt während der weiteren Entwicklung fast konstant. Nur in radialer Richtung werden noch neue Wände eingeschaltet. Diese Art der Aufteilung wird in Abb. 27 b durch die Lage der Kernspindel in der inneren Epidermiszelle angedeutet. Abb. 28 b stellt den gleichen Ausschnitt (Abb. 28 a ×) aus einem Fruchtblatt von 0,34 mm Durchmesser dar. Besonders die Zellen der äußeren Epidermis *äu E* haben sich in radialer Richtung stark gestreckt. An der größeren Wanddicke erkennt man die drei ersten Tracheïden *Tr*, an den mit Eosin intensiv rot gefärbten Wänden die beiden Siebröhren, in der Abbildung mit × bezeichnet. Ich stelle Abb. 29 a (die Lage im Fruchtblattquerschnitt ist in Abb. 28 a durch × × angegeben) von einem gleichaltrigen Fruchtblatt daneben, um die Zahl 7 der Zellreihen deutlich zu kennzeichnen. Hier fällt wieder eine tangential gestellte Kernspindel auf. Die neugebildeten Wände bevorzugen also immer die radiale Richtung. Zu diesem Querschnitt gehört der Längsschnitt Abb. 29 b (Carpelldurchmesser

0,31 mm). Im Anschluß an die Bezeichnungen von Lonay (1901) unterscheiden wir eine äußere Epidermis *äu E*, zwei Reihen äußeres *äu G*, eine Reihe mittleres *m G* und zwei Reihen inneres Grundgewebe *i G*, schließlich eine innere Epidermis *i E*. Eine Zelle des mittleren Grundgewebes ist kreuzweise aufgeteilt. Hier liegt ein Querschnitt durch die procambiale Anlage eines die Balgfrucht quer durchziehenden Gefäßstranges vor. Beachtenswert ist, daß auch eine der Nachbarzellen die Aufteilung zum Teil mitmacht. Die vorgewölbten Epidermiszellen bilden Haare, deren Entwicklung wir weiter unten noch verfolgen werden. Die Kombination von Quer- und Längsschnitt (Abb. 29 a und b) ermöglicht eine Aussage über die räumliche Gestalt der Zellen. Sie sind im allgemeinen isodiametrisch; im inneren Grundgewebe bleiben sie an Größe etwas hinter den anderen zurück. In der inneren Epidermis macht sich auf dem seitlich vom dorsalen Bündel geführten Querschnitt Abb. 29 a im Gegensatz zu Abb. 28 b eine tangentiale Streckung geltend, die auf dem Längsschnitt Abb. 29 b diese Zellen gerade kurz erscheinen läßt. Daß gelegentlich auch in tangentialer Richtung, vor allem gegen das basale Ende des Fruchtblattes, neue Wände eingeschoben werden können, zeigen die zweite Reihe des äußeren *äu G* und die Reihe des mittleren Grundgewebes *m G* in Abb. 29 b unten. In einem Carpell von 1,8 mm Durchmesser aus einer geöffneten Blüte (Abb. 30b, Umriß-Abb. 30a ×) haben sich im Grundgewebe größere Interzellularräume gebildet. Die Zellen selbst enthalten zahlreiche Chloroplasten, wie es in der Abbildung in einer Zelle angedeutet ist. Es bildet sich so ein richtiges Assimilationsgewebe heraus, das dem der Laubblätter bei *Ranunculaceen* sehr ähnlich ist. Die äußere Epidermis ist schon etwas verdickt, während die tangentiale Deh-

Abb. 27—33. Entwicklungsgeschichtlich anatomische Untersuchungen im Fruchtblattbau von *Aquilegia alpina* L. *äu E* äußere, *i E* innere Epidermis.

Abb. 27a. Übersichtsbild des zugehörigen Fruchtblattquerschnittes. × der in Abb. 27b vergrößert wiedergegebene Ausschnitt. Vergr. 33:1. — Abb. 27b. Querschnitt durch die Anlage des dorsalen Gefäßbündels und des daran angrenzenden Gewebes in einem jungen Fruchtblatt. *Pr* englumige Zellen des Procambiumstranges. Vergr. 370:1. — Abb. 28a. Zugehörige Orientierungsabbildung ×. ×× der in Abb. 29a vergrößert dargestellte Ausschnitt. Vergr. 33:1. — Abb. 28b. Querschnitt durch das dorsale Gefäßbündel eines Carpells, wenig älter als in Abb. 27b. *Tr* Tracheiden, × Siebröhren. Vergr. 370:1. — Abb. 29a. Querschnitt durch das Carpell seitlich vom dorsalen Bündel, 7 Zellreihen. Die Zellen der inneren Epidermis *i E* sind in tangentialer Richtung etwas gestreckt. Vergr. 370:1. — Abb. 29b. Längsschnitt durch ein ungefähr gleichaltriges Carpell, 7 Zellreihen. *äu E* äußere Epidermis, *äu G* zwei Reihen äußeres, *m G* eine Reihe mittleres, *i G* zwei Reihen inneres Grundgewebe, *i E* innere Epidermis. *H* Anlage von Haaren. Die kreuzweis aufgeteilte Zelle des mittleren Grundgewebes ist die Anlage eines das Fruchtblatt quer durchziehenden Gefäßbündels. Vergr. 370:1. — Abb. 30a. Übersichtsbild. Vergr. 7:1. — Abb. 30b. Vergrößert dargestellter Ausschnitt × aus Abb. 30a. 7 Zellreihen. Die Streckung der Zellen der inneren Epidermis *i E* ist deutlicher. Im Grundgewebe treten Interzellularen *I* auf. Vergr. 370:1. — Abb. 31a. Übersichtsbild. × Ausschnitt der in Abb. 31b, ×× Ausschnitt der in Abb. 31c vergrößert dargestellten Region. Vergr. 7:1. — Abb. 31b. Querschnitt durch das dorsale Bündel eines fast reifen Carpells. *G* Gefäßbündel, *Scl* Sclerenchymscheide. Hier im medianen Teil des Blattes auf dem Querschnitt kurze Zellen in der inneren Epidermis *i E*. *Cu* Cuticula. Vergr. 370:1. — Abb. 31c. Querschnitt durch das schwammparenchymatische Gewebe des Pericarps seitlich vom dorsalen Bündel. *Sp* Spaltöffnung, *T* einfache Tüpfel. Vergr. 370:1. — Abb. 32. Flächenansicht der äußeren Epidermiszellen. *H* Haar, *Sp* Spaltöffnung. Vergr. 168:1. — Abb. 33a. Flächenansicht der inneren Epidermis des Carpells. Vergr. 168:1. — Abb. 33b. Querschnitt durch die inneren Epidermiszellen aus derselben Region des Fruchtblattes wie in der Flächenansicht Abb. 33a. Vergr. 168:1.

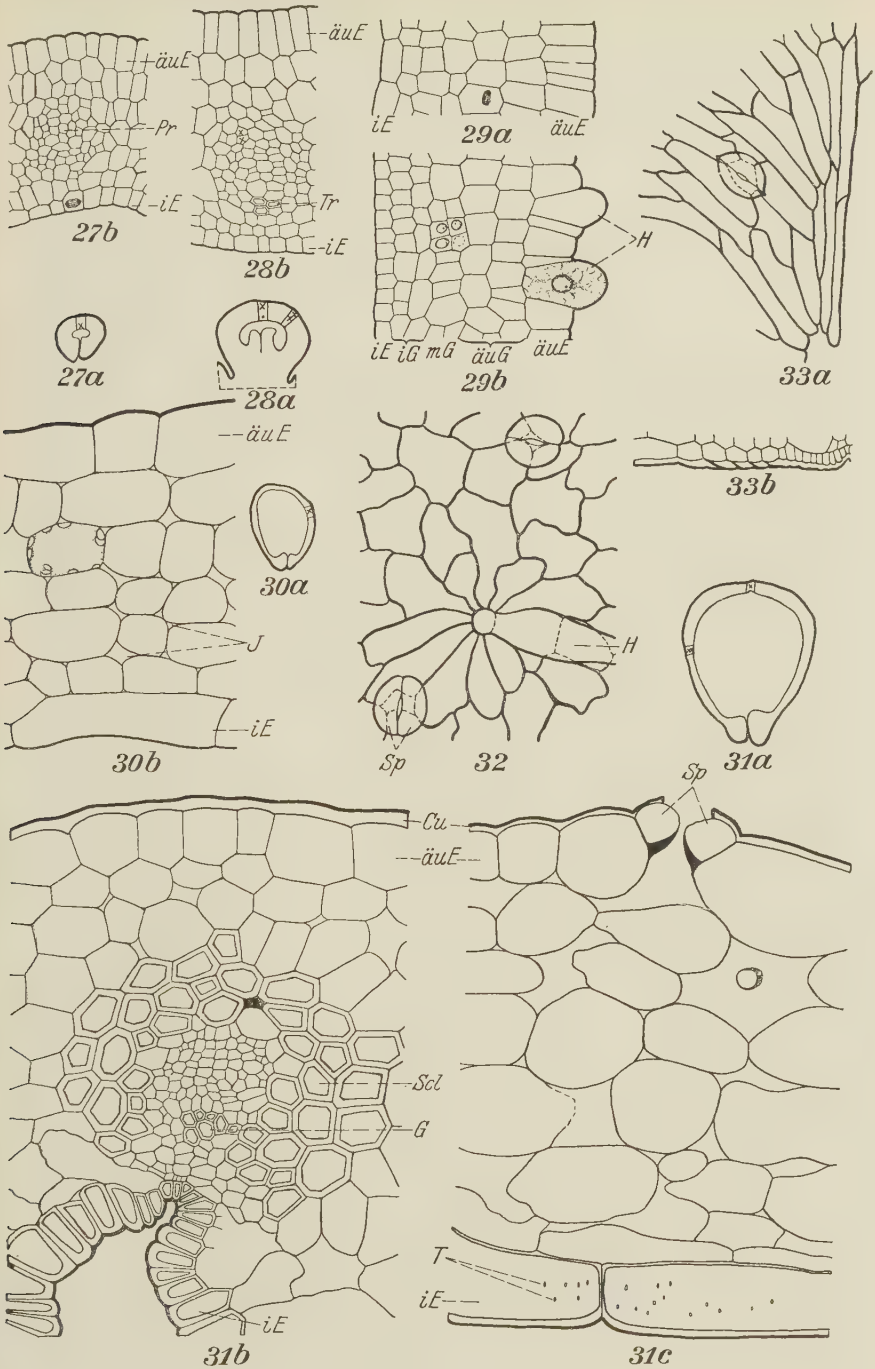

äuE
Pr
iE
27b
äuE
Tr
iE
28b
iE
äuE
29a
H
iE iG mG äuG äuE
29b
33a
27a
28a
äuE
30a
J
iE
30b
H
Sp
32
33b
31a
Sp
Cu
äuE
Scl
G
iE
31b
T
iE
31c

Abb. 27–33.

nung der inneren Epidermiszellen weiter zugenommen hat. Abb. 31 b (Umriß-Abb. 31a ×) stellt das dorsale Bündel eines fast reifen Fruchtblattes von ungefähr 4 mm Durchmesser dar. Die Zahl der wasserleitenden Elemente hat sich vermehrt, und zwar liegt der Gefäßteil an der Fruchtblattinnenseite, der Siebteil weiter außen. Wie schon Adlerz (1884) erwähnt, wird das Bündel von einer mehrere Zellenlagen umfassenden Sclerenchymscheide gestützt. Die stark verdickten Wände der Scheide sind verholzt. Diese Zellen, die im jungen Fruchtblatt noch der Assimilation gedient haben, sind damit zu Festigungszellen umdifferenziert. Das gleiche gilt für das anschließende Zellgewebe der ventralen Bündel. Beim Durchmustern zahlreicher Querschnitte fand ich stets die das Bündel fast ganz umhüllende Stützschicht. Nur an der Grenze gegen die innere Epidermis bleiben einige wenige Zellen von der Verdickung ausgeschlossen, Stellen, an denen das Gewebe, wie die Abbildung zeigt, leicht abreißt. Hier allein scheint also die Möglichkeit zu bestehen, durch Diffusion etwas von dem geleiteten Wasser an das angrenzende Blattgewebe abzugeben. Die äußere Epidermis ist mit einer dicken Cuticula belegt. Die Zellen der inneren zeigen stark verdickte und verholzte Wände und können so neben der von vornherein ihnen zukommenden Schutzfunktion, indem sie das innere Blattgewebe gegen die Fruchtblatthöhle abgrenzen, im reifen Carpell auch der besseren Festigung dienen. Diese Zellen sind hier im medianen Teile des Blattes parallel zur Längsachse gestreckt und erscheinen daher auf dem Querschnitt kurz.

Eine Umdifferenzierung einzelner Zellschichten im reifen Carpell ist häufig zu beobachten. Im jungen Fruchtblatt haben beide Epidermen lediglich Schutzfunktion; die Zellen des Mesophylls übernehmen die Assimilation, und zwar kann an der dem Licht zugewandten Fruchtblattaußenseite am besten assimiliert werden. Dagegen speichern die Plastiden der der Innenseite anliegenden Zellen vornehmlich die gewonnenen Assimilate, assimilieren aber selbst nur wenig. Im reifen Carpell werden die inneren Epidermiszellen meist zu Festigungszellen umdifferenziert, indem ihre Wände stark verdickt werden und verholzen. In ähnlicher Weise erfolgt eine Umdifferenzierung gewisser Zellreihen des inneren Blattgewebes. Sie bilden dann entweder einzelne Schutzscheiden um die Gefäßbündel herum oder ein zusammenhängendes Festigungsgewebe an der Fruchtblattinnenseite, besonders bei Nußfrüchten.

Die weitere Entwicklung des Grundgewebes der Balgfrucht von *Aquilegia alpina* L. in ein primitives Schwammparenchym läßt Abb. 31 c (Umriß-Abb. 31a × ×), ein Querschnitt durch die Flanke des fast reifen Fruchtblattes, erkennen. Die in den Zellen reichlich vorhandenen Chloroplasten sind nicht mit eingezeichnet. In den inneren Epidermiszellen, die in diesem Ausschnitt tangential gestreckt erscheinen, sieht man einfache Tüpfel von der Fläche.

Die Abb. 32 und 33 a bieten die Flächenansicht der äußeren bzw. inneren Epidermis des reifen Fruchtblattes. Während die untereinander verzahnten äußeren Epidermiszellen nach allen Seiten mehr oder weniger gleichmäßig ausgebildet sind (Abb. 32), bevorzugen die inneren bestimmte Richtungen, in denen sie sich längs strecken (Abb. 33 a). Es wird für das leichtere Verständnis des Folgenden gut sein, Abb. 33 a mit der Darstellung des Gefäßbündelverlaufes in der Balgfrucht (Abb. 61) zu verknüpfen. In Abb. 61 sind die das Fruchtblatt quer durchziehenden Abzweigungen des ventralen Bündels in der vorderen, dem Betrachter zugekehrten Hälfte des Pericarps eingetragen; rechts in der Abbildung verläuft das dorsale, links verlaufen die beiden ventralen Bündel. Stellt man sich nun vor, daß ein Ausschnitt von Abb. 61 die Flächenansicht der inneren Epidermis (Abb. 33 a) überdeckt, so wird die Beziehung zwischen der Richtung größter Längsstreckung der Zellen der inneren Epidermis und dem Verlauf der wasserleitenden Elemente deutlich. In der Mediane des Fruchtblattes (rechts in meiner Zeichnung) läuft die Längsachse der Epidermiszellen dem dorsalen Bündel parallel. Anschließend erfolgt auf der Blattfläche ein Abbiegen in quertangentialer Richtung. Dabei werden die das Carpell quer durchziehenden Leitungsbahnen, die gegen die Mediane des Blattes hin noch dazu etwas schräg aufsteigen (Abb. 61), überkreuzt. Schließlich mehr am ventralen Rande fällt die Längsachse der Epidermiszellen wieder ungefähr mit der Richtung der erwähnten Gefäßbündel zusammen. Abb. 33 b gibt den zugehörigen Querschnitt durch die Zellen der inneren Epidermis wieder. Diese sind auf dem Querschnitt im medianen Blattanteil rechts kurz. In der anschließenden Übergangszone erscheint ihr Lumen um so größer, je weiter wir uns von der Mitte entfernen, was von dem Grad der Neigung dieser Zellen gegen die Horizontale (Abb. 33 a) abhängt. Gegen den Rand des Fruchtblattes trifft der Querschnitt die inneren Epidermiszellen der Länge nach.

Beide Epidermen der Balgfrucht von *Aquilegia alpina* L. sind mit Spaltöffnungen *Sp* versehen. Die Schließzellen wölben sich etwas aus der Fläche heraus. Das erkennt man noch deutlicher auf den Längsschnitten (Abb. 34 a äußere, Abb. 34 b innere Epidermis). Auf der Fruchtblattaußenseite ist die Atemhöhle bedeutend größer als innen. Die Abb. 35 a bis c geben verschiedene Entwicklungsstadien von Spaltöffnungen auf dem Querschnitt wieder. Schon die erste Anlage ist an dem großen Interzellularraum unterhalb der beiden Schließzellen kenntlich. Nebenzellen werden nicht ausgebildet.

Die Ähnlichkeit der primitiven Carpelle mit den vegetativen Blättern von *Aquilegia*, die in der Struktur des ganzen Blattgewebes und in der Anwesenheit von Spaltöffnungen auf Innen- und Außenseite schon stark hervortritt, wird noch vervollständigt durch die Ausbildung derselben Haare auf der Fruchtblattaußenseite. Abb. 36 zeigt die ersten Anlagen

auf vier verschiedenen Entwicklungsstufen. In fast regelmäßigen Abständen wölben sich einzelne Epidermiszellen vor und wachsen zu einem langen zugespitzten Haar aus. Im Flächenschnitt Abb. 37 fallen diese Zellen *hb Z* durch ihre Größe und ihren reichen Inhalt auf. Das junge einzellige Haar (Abb. 38) ist dicht über der Epidermis etwas eingeschnürt. Dann folgt ein bauchig erweiterter Teil, der den Kern enthält. Das Ganze ist in eine mit reichlich Cytoplasma versehene Spitze ausgezogen. In älteren Stadien (Abb. 39) ist das mit vielen Vakuolen durchsetzte Cytoplasma vornehmlich auf den unteren, weiteren Raum des Haares beschränkt. Die noch beträchtlich längere Spitze erscheint fast glashell und enthält höchstens im äußersten Zipfel, der besonders verdickt ist, noch etwas Plasma. Die Spitze des Haares bricht an der mit × bezeichneten Stelle leicht ab. Da, wo sich das Haar aus der Epidermis heraushebt, ist die Zellwand besonders stark verdickt.

β) im syncarpen Gynaeceum von Nigella arvensis L. Im Anschluß an die morphologische Betrachtungsweise nimmt es nicht wunder, daß auch in anatomischer Hinsicht bei *Nigella* noch enge Beziehungen zur Balgfrucht bestehen. Meine Untersuchungen sind an Fruchtblättern von *Nigella arvensis* L. durchgeführt. Die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Umriß-Abb. 40a—42a, 43, 44a verfolgen die Wachstumsverhältnisse von Fruchtwand und Samenanlagen. Die Makrosporangien, die sich in Abb. 40a als kleine Höcker anlegen, haben in Abb. 41a bereits den ganzen Hohlraum des Carpells eingenommen. Weiterhin wächst die Fruchtwand in radialer Richtung so stark, daß trotz Größenzunahme der Samenanlagen ein Kontakt zwischen beiden nicht mehr vorhanden ist (Abb. 42a). Das nächste Stadium (Abb. 43) zeigt die beginnende Loslösung der inneren Epidermis, die, im Zusammenhang mit der Streckung des ganzen Blattes, in Abb. 44a noch weiter vorgeschritten ist. Die in den Übersichtsbildern (Abb. 40a—42a, 44a) angekreuzten Stellen sind daneben vergrößert dargestellt. In einem jungen Fruchtblatt von *Nigella arvensis* L., wie es Abb. 40b (Carpelldurchmesser 0,34 mm, Ausschnitt aus Abb. 40a ×) wiedergibt, sind etwa neun bis zehn Zellschichten vorhanden. Die später noch viel deutlicher in die Erscheinung tretende palisadenartige Ausbildung und Anordnung der äußeren Grundgewebszellen ist auf dieser Entwicklungsstufe schon angedeutet. Es zeigt sich in der Art der Auf-

Abb. 34 und 35. Spaltöffnungen; Abb. 36—39 Haare an den Fruchtblättern von *Aquilegia alpina* L.

Abb. 34a. Spaltöffnung *Sp* mit großer Atemhöhle *A* in der äußeren Epidermis *äu E* auf dem Längsschnitt durch die Fruchtwand. Vergr. 555:1. — Abb. 34b. Spaltöffnung *Sp* mit kleiner Atemhöhle *A* in der inneren Epidermis *iE* auf dem Längsschnitt durch das Pericarp. Vergr. 555:1. — Abb. 35a—c. Verschiedene Entwicklungsstadien von Spaltöffnungen *Sp* auf Fruchtblattquerschnitten. Vergr. 555:1. — Abb. 36. Längsschnitt durch die äußere Epidermis *äu E* der Carpellwand mit verschieden weit entwickelten Haaren *H*. Vergr. 555:1. — Abb. 37. Die haarbildenden Zellen *hb Z* von der Fläche gesehen. Vergr. 555:1. — Abb. 38. Junges Haar. Vergr. 555:1. — Abb. 39. Ausgewachsenes Haar. An der mit × bezeichneten Stelle bricht die Spitze leicht ab. Vergr. 555:1.

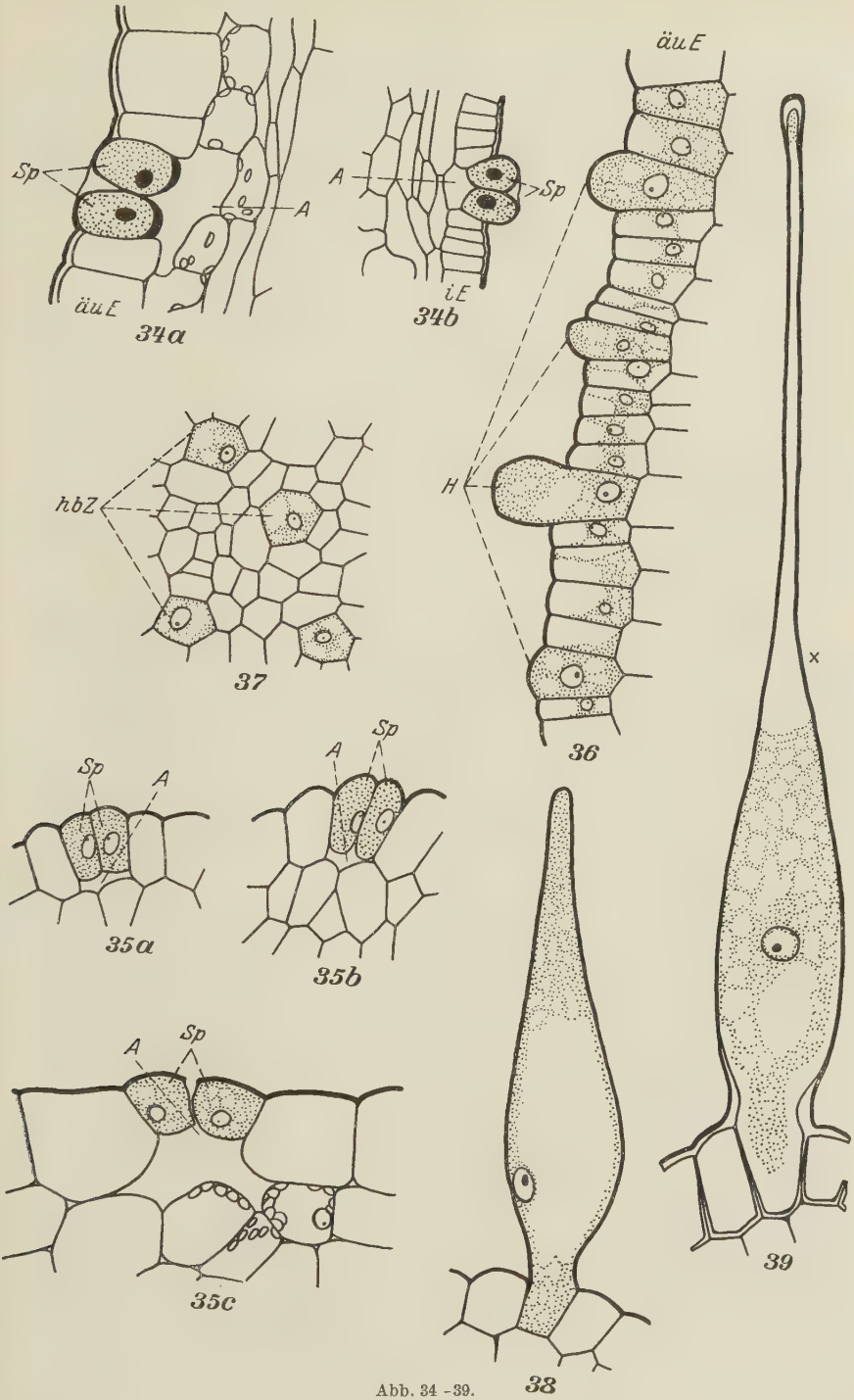

Sp
A
äuE
34a
A
Sp
iE
34b
äuE
H
36
hbZ
37
x
39
Sp
A
35a
A
Sp
35b
A
Sp
35c
38

Abb. 34 - 39.

teilung an der mit × bezeichneten Stelle der Abbildung. Zwar entspricht der Fruchtblattaußenseite, morphologisch betrachtet, die Unterseite des vegetativen Blattes. Es liegt also hier im anatomischen Gewebeaufbau eine Umkehrung vor, indem die gewöhnlich vornehmlich der Epidermis der Blattoberseite ansitzenden Palissaden auf die Blattunterseite gerückt sind. Diese Art der Verteilung ist eine notwendige Folge der Funktion, die das Fruchtblatt neu übernimmt. Es faltet sich zu einer schützenden Hülle um die Samenanlagen zusammen. Dabei bleibt die Hauptassimilationstätigkeit der dem Lichte am besten exponierten Fruchtblattaußenseite, morphologisch Blattunterseite, vorbehalten. Die gleiche Erscheinung der Umkehrung des anatomischen Blattbaues zeigt sich in den Sporocarpien von *Pilularia* und *Marsilia*, bei denen auch die Hauptassimilationszellen (Palissaden) an der Außenseite, morphologisch Blattunterseite, ausgebildet werden. In der an die Palissaden anschließenden mittleren Region des Fruchtblattes von *Nigella arvensis* L. wird die tangentiale Richtung beim Einschieben neuer Wände bevorzugt (Abb. 40b × ×). Das Ergebnis dieser Wachstumsweise zeigt ein Ausschnitt des äußeren Blattrandes (Abb. 41b, Carpelldurchmesser 0,85 mm, Umriß-Abb. 41a × ×). An die äußere Epidermis *äu E* schließen sich zwei Reihen typischen Palissadengewebes *P* an, hier und da von kleineren Interzellularen im Schnitt unterbrochen. Dann folgen die in quertangentialer Richtung gestreckten Zellen *F*, während die weiter innen gelegenen mehr oder weniger isodiametrisch bleiben. Die Fruchtwand besteht aus etwa 17 Zellreihen, die sich noch mehrfach aufteilen können. Die erwähnten langgestreckten Zellen übernehmen offenbar die periphere Aussteifung des Fruchtblattes. Derselbe Zelltyp tritt in den radialen Trennungsschichten der einzelnen Carpelle voneinander auf. Einige dieser Elemente sind an ihren Ringverdickungen als Wasserleitungsbahnen kenntlich. An die Balgfrucht erinnert in erster Linie das typische Schwammparenchym, das den größten inneren Teil der Fruchtwand einnimmt, und auf dessen Interzellularvergrößerung die spätere Ausdehnung des Carpells vornehmlich beruht. Daß es sich auch hier noch um ein gut funktionierendes Assimilationsgewebe handelt, erhellt aus dem in Abb. 42b (Carpelldurchmesser 1,8 mm,

Abb. 40—45. Wachstumsweise und Fruchtblattanatomie von *Nigella arvensis* L. Abb. 40a—42a, 43, 44a. Verschiedene Entwicklungsstadien eines Carpells aus dem syncarpen Gynaeceum. *Sa* Samenanlagen. *i E* die sich in älteren Stadien vom übrigen Gewebe ablösende innere Epidermis. Die angekreuzten und eingerahmten Stellen sind in den Abb. 40b—42b, 44b vergrößert wiedergegeben. Vergr. 16:1. — Abb. 40b. Querschnitt durch das junge Fruchtblatt, × in Abb. 40a. *äu E* äußere, *i E* innere Epidermis, × Andeutung der späteren palisadenartigen Ausbildung der Zellen des äußeren Grundgewebes. ×× Aufteilung der angrenzenden Zellen in tangentialer Richtung. Vergr. 370:1. — Abb. 41b. Ausschnitt aus dem äußeren Blattrand des Carpells, ×× in Abb. 41a. *P* Palissaden, *F* tangential gestreckte Zellen. Die nach innen anschließenden Zellen sind mehr oder weniger isodiametrisch. Vergr. 370:1. — Abb. 42b. Ausschnitt aus dem inneren Blattrand des Carpells, ××× in Abb. 42a. *i E* innere Epidermis, *Schw P* Schwammparenchym, das reichlich Stärke gespeichert hat, *St* zusammengesetzte Stärkekörner. Vergr. 370:1. — Abb. 44b. Der in Abb. 44a ×××× angegebene Fruchtblattausschnitt. *i E* die sich loslösenden inneren Epidermiszellen. *Schw P* Schwammparenchym. Vergr. 168:1. — Abb. 45. Haar der äußeren Epidermis. Vergr. 168:1.

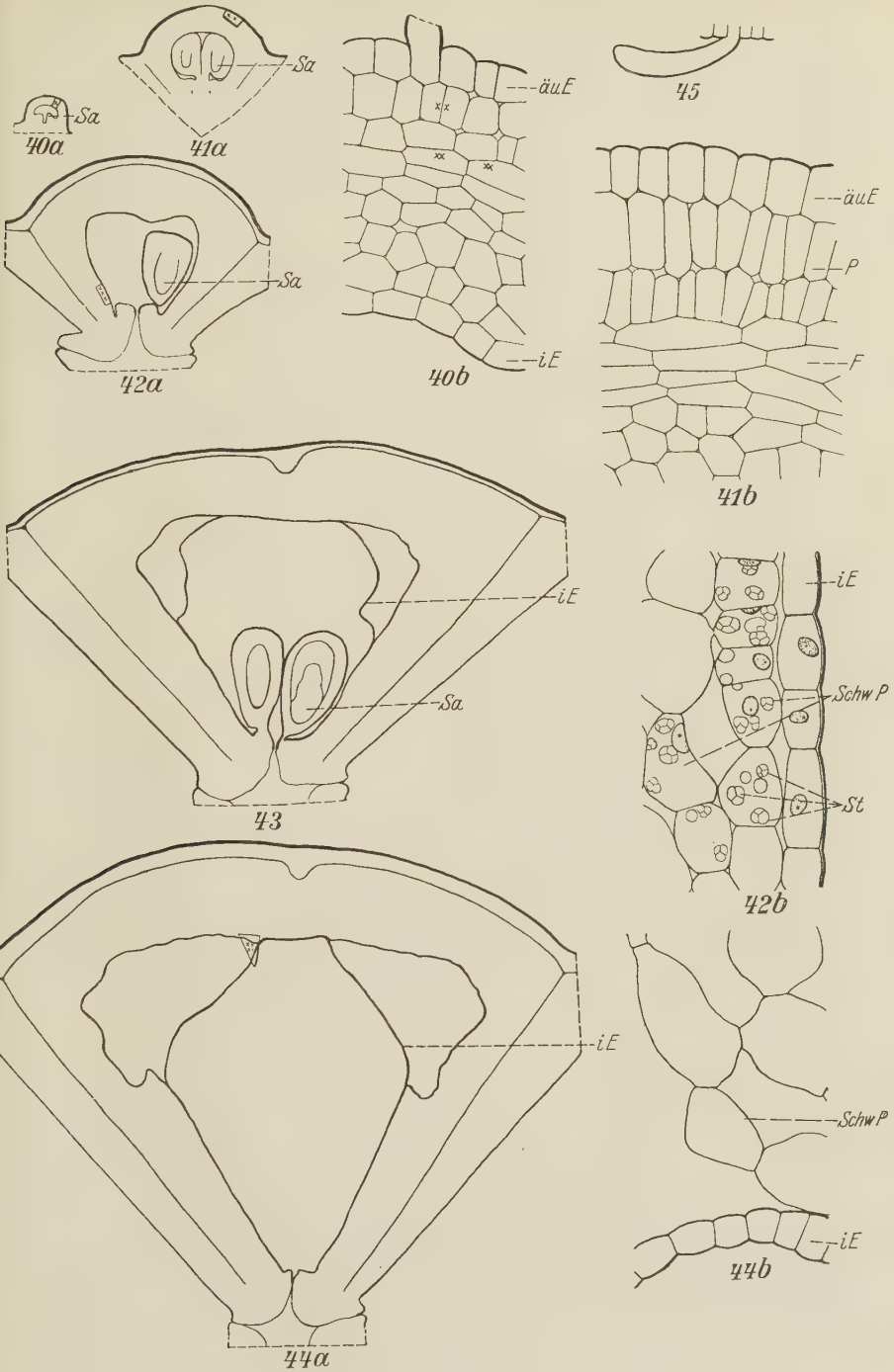

Sa
40a
41a
äuE
iE
40b
45
äuE
P
F
41b
Sa
42a
iE
Sa
43
iE
Schw P
St
42b
iE
Schw P
iE
44b
iE
44a

Abb. 40—45.

Umriß-Abb. 42a × × ×) wiedergegebenen Handschnitt, der mit Jodjodkalium gefärbt war. Die Chloroplasten haben zahlreiche mehrfach zusammengesetzte Stärkekörner gebildet. Die hier aufgespeicherten Assimilate können gleich zur Ernährung der Samenanlagen weiter verwendet werden. Die innere Fruchtblattepidermis *i E* steht nur noch locker mit den angrenzenden Zellen in Verbindung. In Abb. 44b (Ausschnitt aus Abb. 44a × × × ×) haben sich die Zellen der inneren Epidermis *i E*, unter sich im festen Verband, vom Schwammparenchym gelöst; sie umhüllen als dünnes Häutchen die Samen. Ähnlich wie bei *Aquilegia* sind sie auch hier in der Mediane parallel zur Achse des Fruchtblattes, seitlich mehr tangential gestreckt. Im reifen Carpell ist das Assimilationsgewebe fast funktionslos geworden. Palissaden- und Schwammparenchym erscheinen stark zusammengedrückt. Die äußere Fruchtwand ist bei *Nigella arvensis* L. mit wenigen Haaren bedeckt, die in gleicher Weise ausgebildet sind, wie es Lonay (1901, S. 104) für *Nigella damascena* L. schildert: „Poils cylindriques unicellulaires, recourbés" (Abb. 45).

γ) in der Nußfrucht von Clematis recta L. Als Beispiel für die zweite Reihe wähle ich auch in diesem Zusammenhang *Clematis recta* L. Ich kann mich dabei auf die eingehenden Untersuchungen von Lonay (1901) an *Clematis Vitalba* L. stützen. Daß auch bei *Clematis recta* L. in der allerersten Anlage fünf Zellreihen die Fruchtwand aufbauen, folgt aus meiner Abb. 15b. Der Ausschnitt, den Abb. 46c vergrößert wiedergibt, ist in der Umrißabbildung des Querschnittes (Abb. 46a) abgegrenzt und mit × bezeichnet. Die Abb. 46b, Längsschnitt und 46c, Querschnitt durch Blütenknospen von 2,5 bzw. 3 mm Durchmesser beweisen die bereits von Lonay (1901, S. 32) für *Clematis Vitalba* L. nur ausgesprochene Tatsache, daß die neu hinzukommende sechste Zellreihe auf Kosten des mittleren Grundgewebes *m G* gebildet wird. In beiden Fällen hat erst eine Zelle die Aufteilung in tangentialer Richtung vollzogen. Die inneren Epidermiszellen erscheinen hier im Gegensatz zu *Aquilegia* auf dem Längsschnitt stets gestreckt (Abb. 46b) und durch Schrägstellung ihrer Querwände innig miteinander verzahnt. Was die nächsten Entwicklungsstadien betrifft, so kann ich auf die Abbildungen von Lonay (1901, Tafel 6, Abb. 68,

Abb. 46 und 47. Fruchtblattanatomie von *Clematis recta* L.

Abb. 46a. Querschnitt durch ein junges Carpell in Höhe der Hauptsamenanlage *H Sa*. × Orientierung des in Abb. 46c vergrößert wiedergegebenen Ausschnittes. Vergr. 33 : 1. — Abb. 46c. Querschnitt durch das Carpell. 5 angelegte Zellreihen. Beginnende Weiteraufteilung in einer Zelle des mittleren Grundgewebes *m G*. *äu E* äußere, *i E* innere Epidermis, kurze Zellen, *äu G* äußeres, *i G* inneres Grundgewebe. Vergr. 370 : 1. — Abb. 46b. Längsschnitt durch ein ungefähr gleichaltriges Carpell wie in Abb. 46c. Beachtenswert ist die Aufteilung einer Zelle des mittleren Grundgewebes *m G*. *i E* innere Epidermis, langgestreckte Zellen mit schief gestellten Querwänden. Vergr. 370 : 1. — Abb. 47a. Übersichtsbild eines Querschnittes durch das dorsale Bündel *d G* des Carpells und das angrenzende Gewebe von Frucht- *F* und Samenschale *Sa*. Vergr. 33 : 1. — Abb. 47b. Der in Abb. 47a abgegrenzte Ausschnitt ist vergrößert dargestellt. *d G* dorsales Bündel, *Scl* Sclerenchymscheide (in Abb. 47a zwischen dem Linienzug *l 1* und *l 2*), *v P* an die Scheide angrenzende, wenig verdickte Parenchymzellen (in Abb. 47a zwischen *l 2*, *l 3*, *l 4*), *äu E* äußere Epidermis mit Cuticula *Cu*, *i E* innere Epidermis, *i E Sa* innere Epidermiszellen der Samenschale mit fein strukturierten Membranen, *L* Leitungsgewebe. Vergr. 370 : 1.

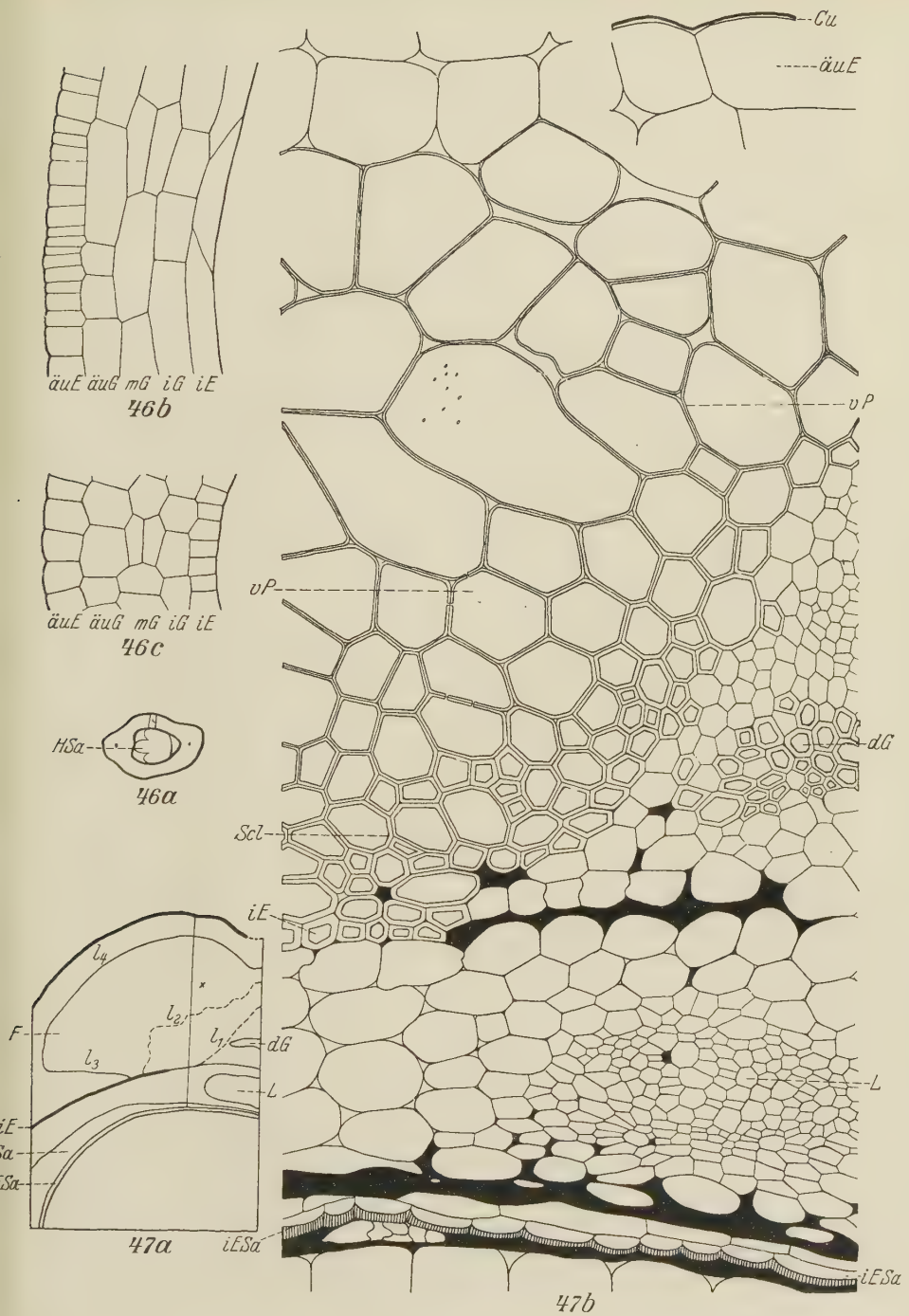

äuE äuG mG iG iE
46b
äuE äuG mG iG iE
46c
HSa
46a
l4
l2
l1
l3
F
dG
L
iE
Sa
ESa
47a
iESa
Cu
äuE
vP
vP
dG
Scl
iE
L
iESa
47b

Abb. 46 u. 47.

69, 72, 73, 74 und 75) verweisen. Bei *Clematis recta* L. liegen die Verhältnisse ebenso. Der Blattcharakter kommt hier im anatomischen Bau nicht in so ausgesprochenem Maße zum Ausdruck wie bei der Balgfrucht. Ein typisches Schwammparenchym wird nicht mehr ausgebildet. Doch ist auch eine Differenzierung einzelner Zellschichten des Pericarps, etwa der innersten, in ein zusammenhängendes Festigungsgewebe, wie es bei *Adonis-* und *Ranunculus*-Arten auftritt, noch nicht durchgeführt. Das dorsale Gefäßbündel *d G* und die angrenzenden Gewebe von Fruchtwand *F* und Samenschale *Sa* eines fast reifen Carpells (Durchmesser 3,5 mm) stellt Abb. 47 a in Umrissen dar. Einen vergrößerten Ausschnitt daraus (in Abb. 47 a eingerahmt) gibt Abb. 47 b wieder. Die an das dorsale Bündel angrenzenden Zellen haben dicke, verholzte Membranen und sind zu einer ähnlichen Schutzscheide wie bei *Aquilegia alpina* L. (Abb. 31 b) umdifferenziert. Diese Zone ist in der Umriß-Abb. 47 a von den Linien *l 1* und *l 2* umzogen. Nur die Zellen an der Grenze zwischen Frucht- und Samenschale, in der an dieser Stelle ein Leitungsgewebe *L* (Umriß-Abb. 47 a, *L*) dem dorsalen Gefäßbündel im Pericarp parallel läuft, bleiben von der Verdickung ausgeschlossen. Vielleicht soll hier ein Austausch durch Diffusion erleichtert werden. Gerade an dieser Übergangsstelle haben die bei der Präparation etwas verquollenen Zellmembranen reichlich Farbe gespeichert und erscheinen daher dicker als sie sind. Die gleiche Aussparung bezüglich einer Verdickung der Membranen der inneren Epidermiszellen fällt dem ventralen Bündel gegenüber auf, wo die Samenschale dieselbe Struktur, ein Leitungsgewebe, zeigt. Diese wasserleitenden Elemente in der Samenschale erkennt man auf dem Querschnitt Abb. 47 b an ihrem kleineren Lumen. Entsprechend ihrer Funktion sind sie dafür in der Längsrichtung besonders gestreckt. Seitlich vom dorsalen und ventralen Gefäßbündel sind die Wände der inneren Epidermiszellen der Fruchtwand stark verdickt und verholzt. Sie bilden eine gefestigte Grenze gegen die hart anliegende Samenschale. Diese Zellreihe ist in Abb. 47 a und b mit *i E* bezeichnet. Die von Lonay (1901, S. 33) erwähnten und auf Tafel 6, Abb. 72 dargestellten Lücken zwischen den Zellen der inneren Epidermis kann ich bei *Clematis recta* L. nicht nachweisen. Die an die Sclerenchymscheide angrenzenden äußeren, weitlumigeren Parenchymzellen sind in diesem medianen Teile des Fruchtblattes ebenfalls ein wenig verdickt und mit einfachen Tüpfeln versehen, die ich in Abb. 47 b hier und da angedeutet habe. Im Übersichtsbild (Abb. 47 a) liegt dieses Gewebe zwischen dem Linienzug *l 2*, *l 3* und *l 4*. Eine deutlich wahrnehmbare Verholzung ist in diesem Zellkomplex noch nicht eingetreten. Aber in dem mit Hämalaun gefärbten Querschnitt bleiben die Wände dieser Zellen ebenfalls wie die der Sclerenchymscheide farblos im Gegensatz zu den drei äußeren Zellreihen dieses Ausschnittes (Abb. 47 b) und allen übrigen Zellen des Grundgewebes in

den seitlichen Blatt-Teilen des Pericarps. Diese zuletzt erwähnten Zellen haben sich intensiv grau-blau gefärbt. Die äußeren Epidermiszellen, die man sich in Abb. 47 b noch links oben angesetzt denken muß, habe ich rechts eingezeichnet. Dort stand mir noch freier Raum zur Verfügung, da das Gewebe des dargestellten Querschnittes hier abgerissen war. Die äußere Epidermis ist mit einer Cuticula überzogen. Zahl und Größe der Interzellularräume nehmen nach außen hin zu. Die innerste Zellreihe der Samenschale *i E Sa* besitzt verdickte, fein strukturierte Membranen. Nach innen grenzen die großen Zellen des Endosperms an.

δ) in der Nußfrucht von Ranunculus muricatus L. *bzw. Ranunculus arvensis* L. Die Gattung *Ranunculus*, die wir bereits von morphologischen Überlegungen aus als Endform erkannten, zeigt auch in anatomischer Beziehung eine hohe Stufe der Ausbildung. Sie entfernt sich am weitesten vom gewöhnlichen Typ des vegetativen Blattes, indem das Prinzip der Festigung stark in den Vordergrund tritt. Auch hier möchte ich an die ausführlichen Untersuchungen von Lonay (1901) an *Ranunculus arvensis* L. erinnern. Daneben finden sich in der gleichen Arbeit kürzere Hinweise und ergänzende Abbildungen von 21 weiteren *Ranunculus*-Arten. Ich gebe zunächst einige Bilder von *Ranunculus muricatus* L., einer Art, die von Lonay nicht behandelt wurde. Im Querschnitt (Abb. 48 b, größter Carpelldurchmesser 1,3 mm, Umriß-Abb. 48 a ×) sind schon sechs Zellreihen vorhanden. Da mir leider jüngere Stadien fehlen, kann ich nur aus dem Vergleich mit *Ranunculus arvensis* L. eine bereits erfolgte Aufteilung der wohl auch hier einzellig angelegten Reihen des äußeren *äu G* und inneren Grundgewebes *i G* annehmen. Die inneren Zellen bleiben an Größe von vornherein hinter den äußeren zurück. In der inneren Epidermis zeigt sich eine Streckung in tangentialer Richtung, bei der offenbar die Schiefstellung der Querwände mehr und mehr zunimmt. In Abb. 49 b (größter Durchmesser des Carpells 2,7 mm) ist ein ventrales Bündel quer getroffen. Eine kleine Umrißabbildung gibt über die Lage dieses Ausschnittes auf dem Gesamtquerschnitt Aufschluß (Abb. 49a ×). Neben mehreren Siebröhren (Abb. 49b ×) haben sich fünf wasserleitende Elemente *Tr* gebildet, von denen das größte und jüngste am weitesten außen liegt. Die Membranen sind mit Schraubenverdickungen ausgesteift und erscheinen daher im Querschnitt nicht überall gleichmäßig stark. Weitere Aufteilungen im Gewebe der Fruchtwand haben eine merkliche Ausdehnung in radialer Richtung bedingt. Sogar die äußeren Epidermiszellen können dann und wann auf dem Schnitt quer geteilt erscheinen, weil die Spitzen der umgewandelten Epidermiszellen sich ineinander einschieben. Im äußeren Grundgewebe treten schon hier und da Interzellularräume auf. Die außen gelegenen weitlumigeren Parenchymzellen enthalten zahlreiche Chloroplasten. In der Mediane sind auch hier die inneren Epidermiszellen *i E* parallel zur

Achse gestreckt. Seitlich grenzen tangential ausgezogene Epidermiszellen an. Doch zeigt auch die Flanke der Fruchtblätter häufig mehr oder weniger achsial gestreckte innere Epidermiszellen, während dann die tangentiale Dehnung auf die innersten Zellen des Grundgewebes übergreift. Die sich auf diese Weise in der Längsrichtung überkreuzenden Zellschichten bilden in älteren Stadien ein vortreffliches Festigungsgewebe, auf dessen Entwicklungsgeschichte ich weiter unten noch näher eingehen werde. Leider konnte in Abb. 50 a (größter Carpelldurchmesser 3,7 mm), die genau wie Abb. 49 b orientiert ist, nicht dieselbe Vergrößerung beibehalten werden. Das Wesentliche ist die hier bereits vollzogene deutliche Trennung in Assimilationsgewebe außen und zusammenhängendes Festigungsgewebe an der Innenseite des Carpells. Die äußere Epidermis *äu E* ist mit einer dickeren Cuticula ausgestattet. Daran schließt ein mit vielen Interzellularen durchsetztes Assimilationsgewebe an, dem die typische schwammparenchymatische Ausgestaltung fehlt. Die Chloroplasten häufen sich an den luftführenden Hohlräumen. Die schon in Abb. 49 b durch ihr kleineres Lumen auffallenden inneren Zellen sind sämtlich mit dicken Membranen versehen, die von einfachen bis schief-spaltenförmigen Tüpfeln durchsetzt sind. Das ventrale Bündel *v G* ist ringsum von größeren, etwas verdickten Parenchymzellen begleitet. Aus demselben Carpell stammt die in Abb. 50 b wiedergegebene Spaltöffnung.

Die von Lonay (1901, S. 14) für *Ranunculus arvensis* L. erwähnten „protubérances" finden sich auch bei *Ranunculus muricatus* L. Auf einem Querschnitt durch das Pericarp trifft man sie der Länge nach. Sämtliche Zellreihen der Fruchtwand, mit Ausnahme der inneren Epidermis, beteiligen sich an ihrem Aufbau, wenngleich eine Aufteilung des äußeren Grundgewebes im Spitzenteile unterbleibt. Die englumigen Zellen der Carpellinnenseite durchziehen das Innere der Vorwölbung, parallel zu deren Längsachse gestreckt (Abb. 51 und 52, Carpelldurchmesser 1,2 bzw. 2,7 mm). Die äußerste Spitzenzelle *S* bleibt kurz und

Abb. 48—54. Fruchtblattanatomie von *Ranunculus muricatus* L.

Abb. 48a. Übersichtsbild des zu Abb. 48b zugehörigen Fruchtblattquerschnittes ×. Vergr. 15 : 1. — Abb. 48b. Querschnitt durch ein junges Fruchtblatt, 6 Zellreihen. *äu E* äußere Epidermis, *äu G* zwei Reihen äußeres, *i G* zwei Reihen inneres Grundgewebe, *i E* innere Epidermis, Zellen in tangentialer Richtung gestreckt. Vergr. 300 : 1. — Abb. 49a. Orientierungsabbildung × für die Querschnittbilder 49b und 50a. Vergr. 10 : 1. — Abb. 49b. Querschnitt durch ein ventrales Bündel des Fruchtblattes. *Tr* schraubig ausgesteifte wasserleitende Elemente, × Siebröhren. Außen weitlumigere, an der Carpellinnenseite kleine Zellen. Die inneren Epidermiszellen *i E* sind im medianen Teil des Blattes auf dem Querschnitt kurz, seitlich gestreckt. Vergr. 300 : 1. — Abb. 50a. Derselbe Fruchtblattausschnitt wie in Abb. 49b, nur im fast reifen Zustand des Carpells. *v G* ventrales Bündel, *Ass* Assimilationsgewebe mit Interzellularen *I* und zahlreichen Chloroplasten, *Fe* Festigungsgewebe. Vergr. 136 : 1. — Abb. 50b. Spaltöffnung *Sp* in der äußeren Epidermis *äu E* aus dem im Abb. 50a dargestellten Fruchtblatt. Vergr. 300 : 1. — Abb. 51 und 52. Zwei Entwicklungsstadien von Fruchtblattvorwölbungen, die auf Querschnitten durch das Carpell der Länge nach getroffen werden. Sämtliche Zellschichten des Pericarps, ausgenommen die innere Epidermis, beteiligen sich am Aufbau. *äu E* äußere Epidermis, *äu G* äußeres, *i G* inneres Grundgewebe, *S* Spitzenzelle. Vergr. 136 : 1. — Abb. 53a und b. Zwei dem Längsschnitt Abb. 52 zugehörige Querschnitte durch die Vorwölbung; die Schnittführung ist am Längsschnitt durch × und ×× bezeichnet. Vergr. 136 : 1. — Abb. 54. Vorwölbung in schräger Aufsicht. Verg. 136 : 1.

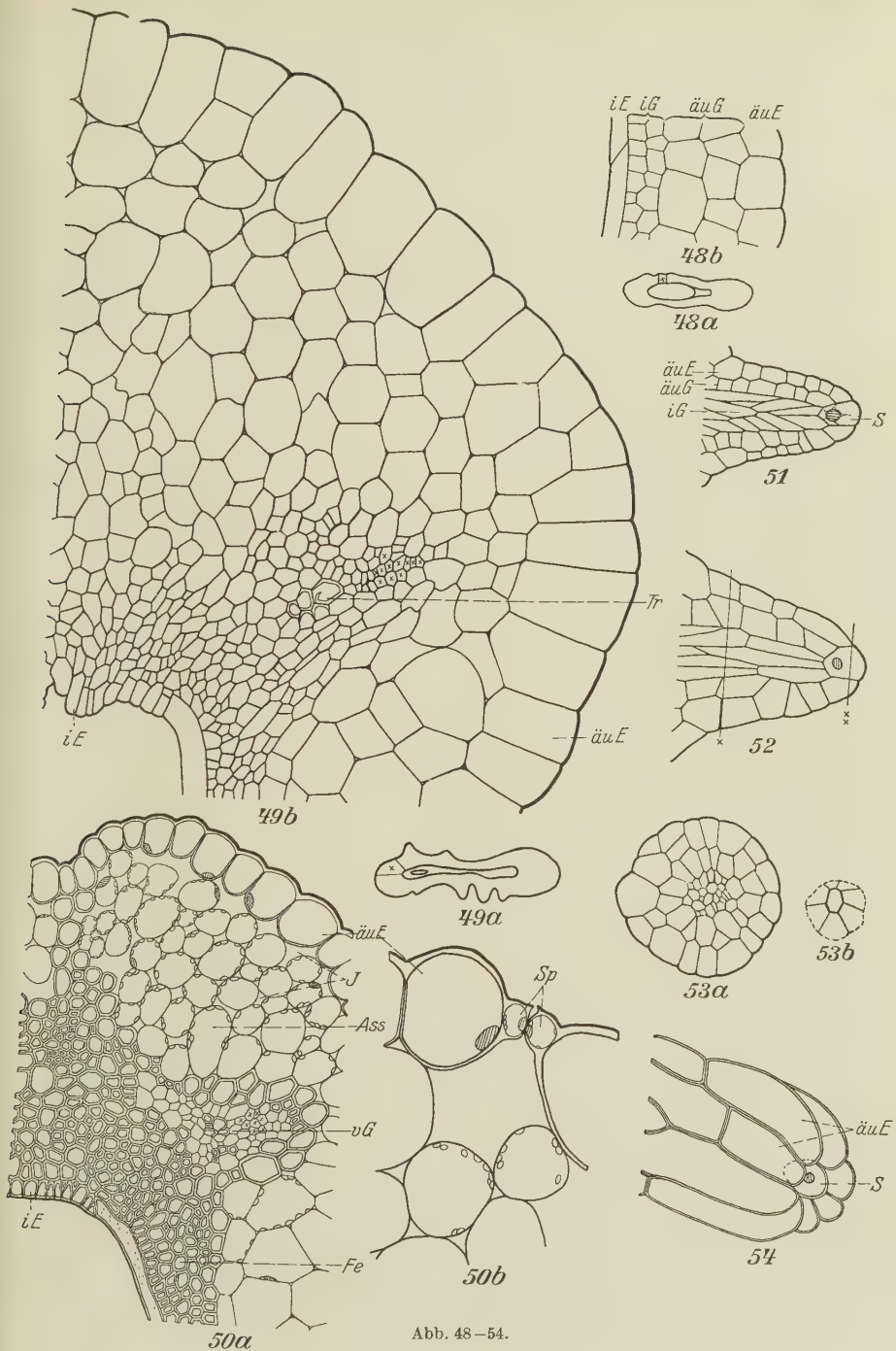

iE iG äuG äuE
48b
48a
äuE
äuG
iG
S
51
Tr
iE
äuE
49b
52
49a
53b
53a
äuE
J
Sp
Ass
vG
iE
Fe
50b
äuE
S
54
50a

Abb. 48–54.

ragt nur ein klein wenig vor. Doch kommt es hier nicht, wie Lonay (1901, S. 14) für *Ranunculus arvensis* L. angibt und wie ich für diese Art auch bestätigen kann, zur Ausbildung eines zugespitzten Haares. Die Querschnitte Abb. 53 a und b gehören ungefähr dem Längsschnitt Abb. 52 zu und sind in ihrer Höhenlage durch × bzw. × × am Längsschnitt bezeichnet. Abb. 54 zeigt eine Vorwölbung der Fruchtwand in schräger Aufsicht. Die erwähnte kurz bleibende Spitzenzelle *S* (ihre Umrisse sind in der Durchsicht angedeutet) ist außen von einem Kranz langgestreckter Epidermiszellen umstellt. Dieselbe Aussteifung durch verdickte Membranen, die auf dem Querschnitt Abb. 50 a im inneren Grundgewebe auftritt, greift auch auf die im Innern der Vorwölbung gelegenen Elemente über.

Die Übernahme einer ausgesprochenen Festigungsfunktion durch die inneren Carpellschichten begegnet uns schon bei *Adonis*, das wir als Anfangsglied dieser Reihe hinstellten. Nur bleiben die Zellen hier meist kürzer und zeigen typischen Steinzellcharakter. Adlerz (1884) beschreibt sie sogar als „isodiametrische, kristallführende Zellen mit porösen Wänden". Nach Kraus (1866/67, S. 110) ist die Innenepidermis schon prosenchymatischer Natur. Diese vollkommenere Ausbildung findet sich in noch ausgesprochenerem Maße bei *Ranunculus*-Arten, bei denen neben der inneren Epidermis auch zum Teil die innersten Schichten des Grundgewebes langgestreckte Zellen, die fest miteinander verzahnt sind und daher einem Zerreißen noch mehr entgegenwirken können, aufweisen.

Auf tangentialen Längsschnitten durch die Fruchtwand von *Ranunculus muricatus* L. und zahlreichen anderen Früchten fiel mir eine eigentümliche Überkreuzung in den inneren Gewebsschichten auf. Daneben wechselte die Richtung größter Längsstreckung einzelner Zellgruppen vielfach in einer und derselben Schicht. Schon Kraus (1866/67, S. 110) beobachtet bei *Ranunculus bulbosus* eine Hartschicht „die Zellen in Plättchen geordnet, im allgemeinen senkrechten Verlaufes" und eine Innenepidermis „ebenfalls prosenchymatisch aus quer liegenden porösen Elementen". Hildebrand (1872) prägt für solche sich überkreuzenden Zellschichten den Ausdruck: „gewebeartige Pflanzenhäute". Ebenso erwähnt Majewsky (1873) diese Zellenlagenkreuzung bei Papilionaceen. Es handelt sich hier um eine in zahlreichen Fruchtwänden und Samenschalen wiederkehrende, in der Literatur vielfach auch als „Quer- und Längszellen" bezeichnete Bildung. Kraus (1866/67, S. 91) vermutet nach einer Beobachtung an der Samenepidermis von *Aethusa Cynapium*, die sich aus solchen Plättchen zusammensetzt: „Diese parallelen Zellen (Plättchen) scheinen Abkömmlinge einer Mutterzelle zu sein."

Der Lösung dieser Frage bin ich genauer nachgegangen. Da mir aber genügend junge Stadien von *Ranunculus muricatus* L. fehlten, habe ich die ersten Entwicklungsstufen an Material von *Ranunculus arvensis* L.

verfolgen müssen, einer Art, die die gleiche Struktur aufweist, wie man auf Längsschnitten leicht erkennen kann. Die einzelnen Bilder sind aus tangentialen Längsschnitten durch die innersten Schichten der Fruchtwand gewonnen. Abb. 55 a (Knospendurchmesser etwa 1,4 mm) zeigt, wie mehrere in einer Schicht nebeneinander liegende Zellen anfangen sich zu teilen. Dabei ist die Teilungsrichtung in fast allen Zellen mehr oder weniger die gleiche. Die polygonalen Mutterzellen *M 1*, *M 2*, *M 3* habe ich durch etwas dickere Konturen herausgehoben. Die neu eingeschalteten Wände sind deutlich daran kenntlich, daß die von ihnen hervorgerufenen Knickungen der Zellwände, an die sie ansetzen, nicht sehr ausgeprägt sind. Aus der Richtung der in einer Tochterzelle auftretenden Kernspindel erhellt, daß auch die nächste Teilung im gleichen Sinne erfolgt. In der links oben angrenzenden Mutterzelle *M 3* ist die Teilungswand gegen die in *M 1* und *M 2* unter einem Winkel von etwa 20° geneigt. Die weiteren Abkömmlinge dieser Zelle werden alle diese Richtung einhalten. So bestätigt sich, daß die von Kraus (1866/67) und Adlerz (1884) erwähnten „Plättchen" tatsächlich Teilprodukte einer Mutterzelle sind.

In der nächst tiefer gelegenen Schicht (Abb. 55 b, der folgende Schnitt der Serie) sind die ersten Teilungen im wesentlichen senkrecht zu denen der oberen erfolgt. Die Richtung der eingezeichneten Kernspindel bestimmt eine senkrecht dazu verlaufende Wand, die den Aufteilungswänden in den Nachbarzellen parallel läuft. Die Mutterzellen sind wieder leicht als solche zu erkennen. Bauen wir beide Schnitte übereinander (Abb. 55 a und b), so haben wir das erste Stadium des später so stark in die Erscheinung tretenden Überkreuzungsgewebes. Dieses Ergebnis wird noch einmal an dem Schema (Abb. 56) verdeutlicht. Die polygonalen Mutterzellen zweier übereinander liegender Schichten werden durch viele parallele Wände, die in der einen Schicht senkrecht zu denen der anderen verlaufen, aufgeteilt. Abb. 57 erfaßt zwei solche Schichten im gleichen Schnitt nebeneinander. Zwar muß man, um die Aufteilung rechts deutlich wahrzunehmen, eine etwas tiefere Einstellung wählen, was durch die Zeichnungsweise angedeutet werden soll. In einem etwas älteren Stadium (Knospendurchmesser 2,4 mm) ist neben einer weiteren Aufteilung eine merkliche Streckung der einzelnen Elemente wahrnehmbar. Aus zwei aufeinanderfolgenden Serienschnitten (Schnittdicke 10 μ), deren Bilder dann zur Deckung gebracht wurden, erhielt ich Abb. 58. Die gestrichelten Konturen begrenzen die tiefer gelegene Schicht, die mit der oberen gekreuzt liegt. Die Richtung gleicher Längsstreckung ist auch hier auf einzelne kleinere Bezirke beschränkt, die ihrerseits unter den verschiedensten Winkeln gegeneinander geneigt sein können. Aus der Begrenzungslinie 1 in der unteren Schicht läßt sich auf die Wachstumsweise dieser Zellen schließen. Die zugespitzten Enden schieben sich gegenseitig in die

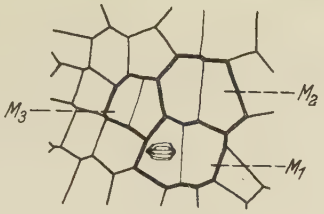
angrenzenden Zellreihen, eine Erscheinung, die für Fasern allgemein bekannt ist. Die kleineren drei- und vierflächigen Zellen im Querschnitt Abb. 59 (Carpelldurchmesser 3,5 mm) sind die Spitzenteile solcher Zellelemente, die sich durch gleitendes Wachstum zwischen die Zellen einer höher oder tiefer gelegenen Schicht eindrängen. Die Membranen sind stark verdickt, was die Güte des Festigungsgewebes wesentlich erhöht. Im mazerierten Material eines reifen Fruchtblattes (Abb. 60) findet man neben kürzeren, mit hornartigen Fortsätzen versehenen Steinzellelementen (Abb. 60a) die langgestreckten faserähnlichen Zellen (Abb. 60 b) mit schräg zugespitzten Enden und linksschief-spaltenförmigen Tüpfeln, die mehr oder weniger stark verdickte Wände zeigen.

2. *Gefäßbündelverlauf in den Carpellen von Aquilegia alpina* L., *Nigella arvensis* L., *Adonis autumnalis* L., *Ranunculus muricatus* L., *Clematis recta* L. *und Anemone nemorosa* L. Außer aus entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bezüglich Anlage und Differenzierung der einzelnen Zellschichten des Fruchtblattes lassen sich auch aus dem Verlaufe der Gefäßbündel im Carpell ergänzende Schlüsse hinsichtlich unserer Fragestellung, ob primitiv oder abgeleitet, ziehen. Ich verweise hier noch einmal auf die Arbeiten von Smith (1926) und Chute (1930).

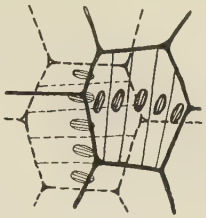
a) *Aquilegia alpina* L. Im typischen Falle wird das Kelchblatt der Angiospermen durch drei getrennte Hauptbündel versorgt, eine Tatsache, auf die ich auch schon in Abb. 1 c, Tafel XI, aufmerksam machte. Die Balgfrucht, die dem vegetativen Blatt am nächsten steht, zeigt die gleichen Verhältnisse. Drei Bündel, ein dorsales *d G* und zwei ventrale *v G*, durchziehen das Fruchtblatt von *Aquilegia alpina* L. (Abb. 61, Querschnitt wie in allen folgenden Abbildungen in schiefer Parallelprojektion, Winkel 30°, Verkürzung auf $^1/_2$). Jedes ventrale Bündel *v G* versorgt *eine* Reihe von Samenanlagen, indem es so viele Seitenäste *G Sa* abgibt,

Abb. 55—60. Das Überkreuzungsgewebe der inneren Schichten der Fruchtwand von *Ranunculus arvensis* L.

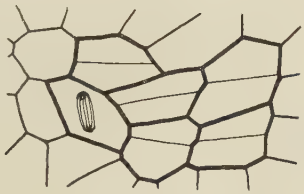
Abb. 55a. Tangentialer Längsschnitt durch eine innere Schicht der Fruchtwand. Einzelne durch schärfere Konturen hervorgehobene polygonale Mutterzellen *M 1*, *M 2*, *M 3* teilen sich in bestimmter Richtung auf. In *M 1* und *M 2* sind die Teilungswände gleichgerichtet, die Wand in *M 3* ist gegen die beiden anderen geneigt. Vergr. 555 : 1. — Abb. 55b. Folgender Schnitt der Serie durch die nächst tiefer gelegene Zellschicht. Die Mutterzellen werden senkrecht zu denen in Abb. 55a geteilt. Vergr. 555 : 1. — Abb. 56. Schematische Darstellung der Aufteilung zweier Mutterzellen in übereinanderliegenden Schichten; Überkreuzungsgewebe. — Abb. 57. Tangentialer Längsschnitt, der die Aufteilungsweise in beiden Schichten verschiedener Höhe nebeneinander erfaßt. Tiefer liegende Zellen gestrichelt. Vergr. 555 : 1. — Abb. 58. Zwei aufeinanderfolgende tangentiale Längsschnitte einer Serie (späteres Entwicklungsstadium), die nachträglich zur Deckung gebracht worden sind. Die Konturen des tiefer gelegenen Schnittes sind gestrichelt. Die Überkreuzung der länger gestreckten Zellelemente ist deutlich wahrnehmbar. An der Grenzlinie *l* im unteren Schnitt zeigt sich, wie sich die Zellenden zwischen die der Nachbarzellen einschieben. Vergr. 555 : 1. — Abb. 59. Querschnitt durch die verdickten Zellen des inneren Grundgewebes eines reifen Carpells. Die angeschnittenen kleineren 3- und 4-flächigen Zellen sind die Spitzenteile von solchen, die sich durch das in Abb. 58 bei *l* angedeutete gleitende Wachstum in eine höhere oder tiefere Zellschicht eingeschoben haben. Vergr. 555 : 1. — Abb. 60. Dieselben in Abb. 59 auf dem Querschnitt dargestellten Zellelemente, durch Mazeration isoliert. *a* Zellelement mit hornartigen Fortsätzen, *b* faserähnliche Elemente mit mehr oder weniger verdickten Wänden, schief-spaltenförmigen Tüpfeln und zugespitzten Enden. Vergr. 253 : 1.



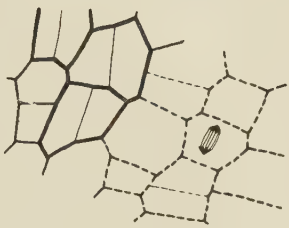
55a



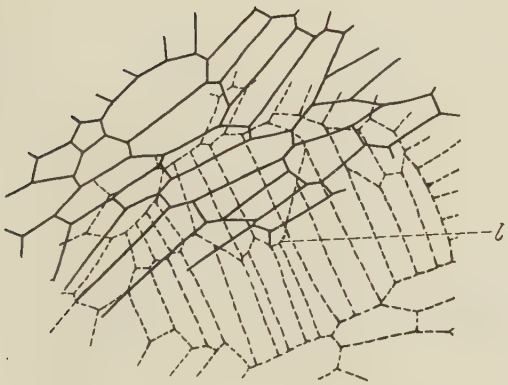
56



55b



57

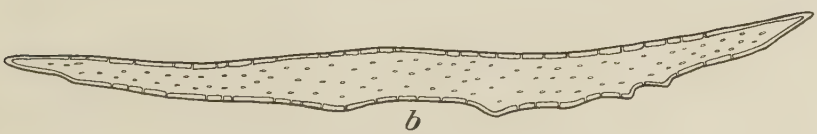


58

59

b

a



b

60

Abb. 55—60.

wie Makrosporangien vorhanden sind. Außerdem schicken die ventralen Gefäßstränge *v G* in ziemlich regelmäßigen Abständen Abzweigungen *Q* in das Blatt, die wiederum ihrerseits miteinander in Verbindung treten können. In der Abbildung sind nur die Bündel auf der dem Beschauer zugekehrten Seite eingetragen. Diese quer verlaufenden Bündel *Q* fordern den Vergleich mit dem Laubblatt noch mehr heraus, wenn auch andererseits ihre Anordnung und ihr Ausgangspunkt mit den seitlich abzweigenden Blattspuren der vegetativen Blätter nicht übereinstimmen. In der Balgfrucht von *Aquilegia alpina* L. steigen diese Abzweigungen *Q* (Abb. 61) der ventralen Bündel *v G* schräg vom Rande nach der Mitte zu auf. Hierauf macht bereits Trécul (1873) aufmerksam; doch scheint mir die Bedeutung, die er diesem Verhalten beimißt, nicht so wesentlich, als daß man daraus sogar, wie es Trécul tut, die Blattnatur der Carpelle verneinen könnte. Ein direkter Anschluß dieser quer verlaufenden wasserleitenden Elemente *Q* an die des medianen dorsalen Bündels *d G* findet offenbar nicht statt, was auch aus dem anatomischen Bau des letzteren (Abb. 31 b) erhellt. Die Tracheïden des dorsalen Bündels sind durch eine stark verdickte Sclerenchymscheide fast ganz von dem angrenzenden parenchymatischen Fruchtblattgewebe abgetrennt. Daher kann ich mich der Auffassung Chutes (1930, S. 707), daß „the ovary wall is well supplied with branches from the three principal strands" für *Aquilegia alpina* L. nicht anschließen. Den verlängerten sterilen Teil des Fruchtblattes durchziehen nur die drei Hauptbündel *d G* und *v G*. Die starke Betonung der ventralen Gefäßstränge *v G* im Fruchtblatt gegenüber den entsprechenden seitlichen der Kelchblätter ist funktionell bedingt. Diese ventralen Bündel haben nicht nur das angrenzende Blattgewebe, sondern auch die zahlreichen Samenanlagen zu versorgen. Das macht eine vollkommenere Ausbildung notwendig. Und darin möchte ich wohl auch den Anlaß dafür sehen, daß gerade von den ventralen Gefäßbündeln aus das Verzweigungssystem der Leitungselemente im Fruchtblatt von *Aquilegia alpina* L. beherrscht wird. Doch wird damit nicht das

Abb. 61—66. Gefäßbündelverlauf in einigen Fruchtformen der *Ranunculaceen* in plastischer Darstellung. Die Größenverhältnisse der reifen Früchte sind gewahrt. *d G* dorsales Bündel, *v G* ventrale Bündel, *G Sa* Gefäßbündel der Samenanlage, *Q* quer verlaufende Leitungsbahnen.

Abb. 61. Verlauf der wasserleitenden Elemente in der Balgfrucht von *Aquilegia alpina* L. — Abb. 62. Gefäßbündelversorgung des syncarpen Gynaeceums von *Nigella arvensis* L. — Abb. 63. Die Leitungsbahnen in der Nußfrucht von *Adonis autumnalis* L. Ein ventraler Strang *v G* versorgt die einzige funktionsfähige Samenanlage. *L* parallel zu den Hauptbündeln verlaufende wasserleitende Elemente, die seitlich neue Zweige *Q* abgeben. — Abb. 64. Gefäßbündelverlauf in der Nuß von *Ranunculus muricatus* L. *d l G* „dorsal-laterale" Gefäßstränge, *V* ihr Vereinigungspunkt mit den beiden ventralen Bündeln *v G*, *A 2* und *A 3* Stellen, an denen sich die paarigen ventralen und die beiden „dorsal-lateralen" Bündel noch einmal verzweigen, *a G* die abgegebenen Blattspuren. — Abb. 65. Das stark reduzierte Gefäßbündelsystem vom *Clematis recta* L. Das einzige ventrale Bündel *v G* gabelt sich vor den Nebensamenanlagen *N Sa* in zwei. Das für die Hauptsamenanlage abgezweigte Bündel *G Sa* wird ventral wieder sichtbar *G Sav*. — Abb. 66. Die Versorgung durch wasserleitende Elemente in der Nußfrucht von *Anemone nemorosa* L. *G Sav* das ventral aufsteigende Gefäßbündel der funktionsfähigen Samenanlage.

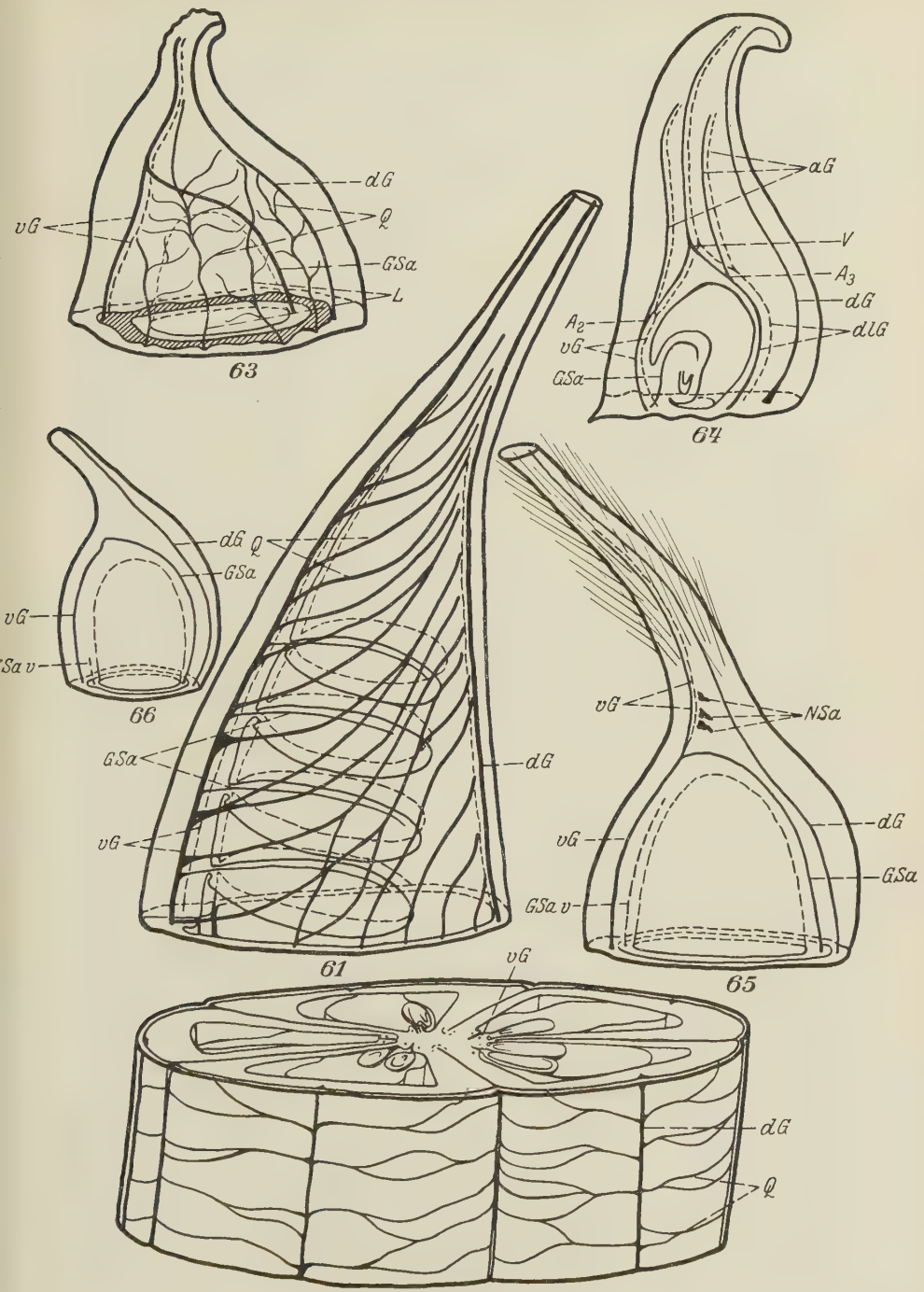

dG
vG
Q
GSa
L
63
aG
V
A3
dG
A2
vG
dlG
GSa
64
dG Q
GSa
vG
Sa v
66
GSa
dG
vG
61
vG
NSa
dG
vG
GSa
GSa v
65
vG
dG
Q
62

Abb. 61—66.

Wesentliche, die enge Beziehung zur Versorgungsart des gewöhnlichen Blattes und damit der primitive Charakter, aufgehoben.

β) *Nigella arvensis* L. In der „syncarpen Balgfrucht", wenn ich diesen Ausdruck einmal gebrauchen darf, von *Nigella arvensis* L. (Abb. 62) ist auch die hergebrachte Verzweigungsart im Blatt wieder ganz gewahrt. Neben zwei ventralen Bündeln *v G*, die die Versorgung der Samenanlagen übernehmen, findet sich ein wohl ausgebildetes dorsales *d G* in jedem Fruchtblatt, das nach rechts und links in die Fruchtwand sich noch weiter verzweigende, fast horizontal verlaufende Gefäßstränge *Q* abgibt. Diese setzen sich in die radialen Trennungswände der einzelnen Carpelle fort. Die drei Hauptbündel lassen sich bei *Nigella arvensis* L. auch in jedem freien Fruchtblatt-Teil wiederfinden. Daneben tritt auf dem Querschnitt in dieser Region ein Kranz kleinerer Bündel auf, die offenbar Fortsätze der seitlich abzweigenden Blattspuren *Q* sind, und die sich in den oberen Teilen der Carpelle stark aufrichten, so daß sie dem dorsalen Gefäßstrang fast parallel laufen.

γ) *Adonis autumnalis* L. Diesen aus dem Anschluß an das Vegetative als primitiv erkannten Verhältnissen im Gefäßbündelverlauf der Balgfrucht von *Aquilegia alpina* L. und auch im Gynaeceum von *Nigella arvensis* L. kommt die Verzweigungsart der wasserleitenden Elemente in der Nuß von *Adonis autumnalis* L. am nächsten (Abb. 63). Außer von zwei ventralen Bündeln *v G* und einem dorsalen *d G*, die sich bis in den Narbenteil fortsetzen, wird das Blatt in ähnlicher Weise wie bei der Balgfrucht durch zahlreiche kleinere längs *L* und quer *Q* verlaufende Stränge versorgt. In der Abbildung sind wieder nur die auf der dem Beschauer zugekehrten Seite eingezeichnet. Die Trennung in drei Haupt- und mehrere parallel gerichtete Nebenbündel erfolgt schon sehr früh im basalen Teile des Fruchtblattes. Besonders beachtenswert sind die durchweg paarig die Frucht durchziehenden ventralen Leitungsbahnen *v G*. Von hier aus ist die Verknüpfung mit der Balgfrucht sehr naheliegend, wo die in zwei Längsreihen angeordneten zahlreichen Samenanlagen von zwei ventralen Gefäßsträngen versorgt werden. Da aber in der Nuß nur noch *eine* funktionsfähige Samenanlage vorhanden ist, wird auch nur von *einem* ventralen Gefäßstrang aus, da wo die Samenanlage in die Fruchtblatthöhle umbiegt, ein Bündel *G Sa* an das Makrosporangium abgegeben. Eine Versorgung der unvollkommen entwickelten Samenanlagen durch seitliche Abzweigungen unterbleibt.

δ) *Ranunculus muricatus* L. Bei den verschiedenen *Ranunculus*-Arten herrscht eine große Mannigfaltigkeit im Gefäßbündelverlauf. Großfrüchtige Formen, wie *Ranunculus arvensis* L. (Lonay, 1901, S. 16, Tafel 2, Abb. 15), haben ein reich verzweigtes System, das der Versorgungsart bei Balgfrüchten oder noch mehr der bei *Adonis autumnalis* L. sehr ähnlich ist. Eine Reihe von Übergangsformen führt schließlich zu den

am weitesten reduzierten: *Ranunculus aquatilis* und *longirostris*. Nach Chute (1930, S. 717, Tafel 43, Abb. 46; Tafel 44, Abb. 68) sind diese Arten so weit abgeleitet, daß die ventralen Leitungsbahnen „as distinct bundles have completely disappeared". Eine Stufe mittlerer Entwicklungshöhe ist bei *Ranunculus muricatus* L. erreicht (Abb. 64 und 67). Abb. 67, ein einfacher Längsschnitt durch das Carpell, gibt über die Verzweigung der Gefäßbündel im basalen Teile des Fruchtblattes Aufschluß. Aus der Blütenachse tritt ein einheitliches Bündel *G* (Abb. 67) in das Carpell ein. Die in Wahrheit aber dreifache Natur dieses Gefäßstranges offenbart sich sehr bald in der Auflösung in eine dorsale *d G* und zwei ventrale *v G* Leitungsbahnen, die schon an der Basis des Fruchtblattes erfolgt (Abbild. 67 *Vp* und 64). Das für die Samenanlage bestimmte Bündel *GSa* differenziert sich ebenfalls an diesem Verzweigungspunkt *Vp* (Abb. 67) heraus, so daß hier keine Möglichkeit mehr besteht, etwas über die Herkunft dieses Elementes auszusagen. Aber in den noch nicht so weit abgeleiteten Formen: *Ranunculus acer* und *Ficaria* (Chute, 1930, S. 709, Tafel 43, Abb. 29 und 37; Tafel 44, Abb. 59 und 60) ist die enge Beziehung zu einem der beiden ventralen Bündel wie bei *Adonis* (Abb. 63) ganz offensichtlich. Eine Verbesserung der Versorgung wird bei *Ranunculus muricatus* L. durch zwei weitere „dorsal-laterale" Bündel *dlG* gewährleistet, die bereits im basalen Teile des Carpells (bei *A 1*, Abb. 67) vom medianen (dorsalen) abzweigen. Ihr Verlauf fällt aus der medianen Schnittebene heraus, wie man deutlich auf dem mit der Längsansicht verbundenen Querschnitt in Abb. 64 erkennen kann. Sie durchziehen die Flanken des Blattes. Dicht oberhalb der Fruchtblatthöhle treten sie mit den paarigen ventralen Leitungsbahnen *v G* zusammen, um dann von dieser Stelle aus (in Abb. 64 mit *V* bezeichnet) nur noch als zwei einander parallel laufende Gefäßstränge das Fruchtblatt seitlich bis hinauf zur Narbe neben dem dorsalen Bündel *d G* zu durchziehen. Vor ihrer Vereinigung bei *V*, etwa in halber Höhe des Carpells, verzweigen sich jedes

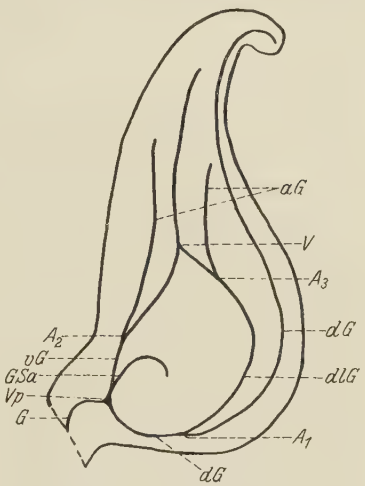


Abb. 67. Längsschnitt durch ein Carpell von *Ranunculus muricatus* L. mit eingetragenem Gefäßbündelverlauf. *G* einheitlicher Gefäßstrang, der aus der Achse in das Fruchtblatt eintritt, *Vp* Verzweigungspunkt, das Bündel *G* gabelt sich in ein dorsales *d G*, zwei ventrale *v G*, von denen im Schnitt nur eins getroffen ist, und in ein Bündel für die einzige Samenanlage *G Sa*. Bei *A 1* Abzweigung eines „dorsal-lateralen" Gefäßstranges *dl G* vom medianen dorsalen Bündel *d G*. *V* Vereinigungspunkt der „dorsal-lateralen" Bündel mit den ventralen. Bei *A 2* gibt jedes ventrale Bündel einen weiteren Zweig *aG* in das Fruchtblatt ab. Das gleiche erfolgt bei *A 3* von den „dorsal-lateralen" Bündeln aus. Vergr. 16:1.

ventrale *v G* und jedes „dorsal-laterale" Bündel *d l G* noch einmal. Die Abzweigungsstelle von den ventralen Bündeln *A 2* liegt etwas tiefer als die von den „dorsal-lateralen" *A 3*. Diese kleineren Blattspuren *a G* setzen sich ein Stück weit in den oberen Teil des Fruchtblattes fort. Das letzte Drittel bleibt von ihnen frei.

ε) *Clematis recta* L. Die Nüsse von *Clematis* und *Anemone*, die wir unschwer als reduzierte Balgfrüchte deuteten, sind bezüglich der Gefäßbündelversorgung stark abgeleitet. Und doch sind Anklänge an den primitiven Typ auch hier noch nachzuweisen. Ein einheitliches Bündel, das von der Achse aus in das Fruchtblatt von *Clematis recta* L. (Abb. 65) in ähnlicher Weise wie bei *Ranunculus muricatus* L. abzweigt, teilt sich sehr bald in zwei, ein dorsales *d G* und ein ventrales *v G*. Erst wenig unterhalb der unvollkommen entwickelten Makrosporangien schickt der ventrale Strang einen Zweig *G Sa* in die funktionsfähige Samenanlage. Dieser durchzieht die Samenschale zunächst parallel zum dorsalen Bündel *d G*, biegt an der Raphe um und steigt, ein klein wenig gegen die Mittellage verschoben, auf der ventralen Seite wieder auf *G Sa v*. So erklärt es sich, daß auf dem Querschnitt genau vor dem dorsalen Bündel (Abb. 47 a und b) und etwas schräg vor dem ventralen in der Samenschale ein Bezirk von Leitungsgewebe auftritt. Erst in der Region der paarigen, nicht mehr völlig entwickelten Samenanlagen kommt die wahre Zusammensetzung des bis dahin einheitlichen ventralen Gefäßstranges *v G* zum Ausdruck. Er gabelt sich in zwei, die sich eine Strecke weit neben dem dorsalen Bündel *d G* in den schmalen oberen Teil des Fruchtblattes hinein fortsetzen. Gerade dieser Bezirk, der schon in morphologischer Beziehung für den Anschluß an die Balgfrucht ausschlaggebend war, zeigt auch bezüglich der wasserleitenden Elemente den primitiveren Zustand. Ich möchte wohl annehmen, daß diese Aufteilung in zwei Bündel vor den paarig angelegten Nebensamenanlagen *N Sa* auf eine Beziehung zu diesen hindeutet, wenn auch eine besondere Versorgung von da aus für jedes einzelne Makrosporangium nicht mehr eintritt.

ζ) *Anemone nemorosa* L. Bei *Anemone nemorosa* L. läßt sich eine Aufteilung in zwei ventrale Bündel nicht mehr nachweisen. Die bei der vorigen Art zuletzt erwähnten Argumente fehlen also bei *Anemone* (Abb. 66). Aus dem von der Achse abgegebenen einheitlichen Bündel trennt sich an der Fruchtblattbasis ein medianes dorsales *d G* ab, das das Carpell der ganzen Länge nach durchzieht. Der andere Zweig *v G*, von dem wir wegen der Verwandtschaft zu *Clematis* annehmen dürfen, daß er ebenfalls zwei ventralen gleichwertig ist, steigt an der Bauchseite auf, um dann, etwa auf halber Höhe, in die Hauptsamenanlage abzubiegen *G Sa*. Auch bei diesen Formen durchläuft das Bündel die Samenanlage über die Raphe hinaus und wird ventral noch ein Stück weit sichtbar *G Sa v*, wieder ein klein wenig aus der Medianebene herausgerückt, was

sich auf dem mit der Abbildung verknüpften Querschnitt deutlich erkennen läßt.

So bestätigen und ergänzen die anatomischen Untersuchungen die Möglichkeit einer von morphologischen Gesichtspunkten aus gewonnenen Einordnung der erwähnten Carpellformen. Die Tendenz, vom Primitiven zum Abgeleiteten fortzuschreiten, ist in jeder Reihe verwirklicht. Die Wege, die dabei eingeschlagen werden, sind verschieden und entfernen sich verschieden weit vom Ausgangspunkte. Abgesehen von *Nigella* ist das Endergebnis jeder Entwicklungsreihe ausgehend von der Balgfrucht die Nuß.

C. Zusammenfassung.

1. An plastischen Querschnittbildern ist der morphologische Gesamtaufbau der euzyklischen Blüte von *Aquilegia alpina* L. dargestellt. Die Anordnung der einzelnen Blattkreise der Blüte immer auf einer Höhe ist etwas Abgeleitetes, während die Variabilität in der Zahl der Staubblattzyklen sowohl wie der Nachweis einzelner Restglieder aus einem zweiten Fruchtblattwirtel den Anschluß an die durch unbestimmte Zahlenverhältnisse charakterisierten primitiveren hemi- und azyklischen *Ranunculaceen*-Blüten ermöglichen.

2. In gleicher Weise wie für *Aquilegia* ist der plastische Aufbau einer jungen Blütenknospe von *Delphinium elatum* L. veranschaulicht. Während hier die Zygomorphie ein abgeleitetes Merkmal darstellt, zeigt sich das Primitive in einer ausgesprochen schraubigen Anordnung der Antheren und Carpelle.

3. Zahl und Anheftung der Samenanlagen und die Stellung der Fruchtblätter auf langer oder gestauchter Achse führen zu einer Anordnung der untersuchten Fruchtformen, die sich in mehrere Zweige auflöst, da primitive und abgeleitete Merkmale vielfach bei einer Form zusammentreffen. Ausgangspunkt ist die Balgfrucht. Eine Reihe führt über *adonis*artige Formen zu der Nußfrucht von *Ranunculus*, eine andere zu *Clematis*, eine dritte zu *Anemone* und eine vierte zum syncarpen Gynaeceum von *Nigella*.

4. An der Balgfrucht von *Aquilegia alpina* L. sind Anlage und Weiterentwicklung der Makrosporangien bis zum achtkernigen Embryosack auf verschiedenen Entwicklungsstufen dargestellt.

5. Längsschnittbilder durch verschieden alte Carpelle von *Clematis recta* L. zeigen Anlage, Ein- und Wiederaufkrümmung der Hauptsamenanlage.

6. Die Entwicklungsgeschichte der unvollkommen ausgebildeten Nebensamenanlagen von *Clematis recta* L. ist in einer fortlaufenden Reihe dargestellt. Solche Nußfrüchte, die neben einer funktionsfähigen mehrere in der Entwicklung zurückbleibende Samenanlagen aufweisen, bilden

Übergangsformen, die die Balgfrucht mit der Nuß, in der nur noch eine Samenanlage angelegt und entwickelt wird, verbinden.

7. Die in ihrer Entwicklungsgeschichte verfolgte Fruchtblattanatomie der Balgfrucht von *Aquilegia alpina* L. kommt der des vegetativen Blattes am nächsten, was auch durch die Ausbildung von Spaltöffnungen und Haaren, wie an den Laubblättern von *Aquilegia*, betont wird. Darin liegt ein weiterer Beweis für die Primitivität der Balgfrucht. Im reifenden Fruchtblatt tritt eine Umdifferenzierung der die Gefäßbündel umgebenden Zellgewebe und der inneren Epidermiszellen ein. Damit verbindet sich die Übernahme neuer Funktionen: Festigung und Aussteifung, Bildung eines Öffnungsmechanismus für die reife Frucht.

8. Jedes Fruchtblatt des partiell syncarpen Gynaeceums von *Nigella arvensis* L. steht im anatomischen Bau der Balgfrucht sehr nahe. Beachtenswert ist die deutliche Umkehrung der Blattanatomie. Die palissadenähnlichen Assimilationszellen werden auf der Fruchtblattaußenseite, morphologisch Blattunterseite, angelegt, wo bessere Assimilationsbedingungen herrschen. Diese Umkehrung ist durch die neuen Funktionen des Fruchtblattes bedingt.

9. In dem Fruchtblatt von *Clematis recta* L. ist weder ein typisches Assimilationsgewebe wie in der Balgfrucht, noch ein zusammenhängendes Festigungsgewebe wie in vielen anderen Nußfrüchten ausgebildet. In reifen Früchten sind die Nachbarzellen der Gefäßbündel und die meisten Zellen der inneren Epidermis stark verdickt und verholzt.

10. Eine deutliche Trennung von Assimilations- und Festigungsgewebe ist im reifen Fruchtblatt von *Ranunculus muricatus* L. wahrnehmbar. Die Entstehung des aus den inneren Schichten des Carpells sich bildenden Überkreuzungsgewebes ist für *Ranunculus arvensis* L. entwicklungsgeschichtlich verfolgt.

11. Die Verteilung der Gefäßbündel in den untersuchten Fruchtformen stützt die zunächst nur von morphologischen Gesichtspunkten aus getroffene Einordnung der Carpelle. Primitive Formen mit einem reich verzweigten System führen zu den infolge Reduktion abgeleiteten.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität zu Marburg (Lahn) angefertigt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. P. Claußen, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab, möchte ich ganz besonders herzlich danken für das unermüdliche Interesse und die rege Anteilnahme, die er meiner Arbeit und meiner Weiterbildung allezeit hat zuteil werden lassen.

Literaturverzeichnis.

Adlerz, E.: Bidrag till fruktväggens anatomie hos Ranunculaceae, 42 S., 4 Taf. Örebro 1884. Referat: Adlerz, Bot. Zbl. **21**, 330—332 (1885). — **Baillon, H.:** Mémoire sur la famille des Renonculacées. Adansonia **4**, 1—57. Paris 1863/64. — Histoire des plantes **1**, 1—88, 114 Textfig. Paris 1867/69. — **Barnéoud, M.:** Mémoire sur le développement de l'ovule, de l'embryon et des corolles anomales dans les Renonculacées et les Violariées. Ann. des Sci. natur., sér. 3, Bot., **6**, 268 bis 296, Taf. 11—14 (1846). — **Bessey, E. A.:** The comparative morphology of the pistils of the Ranunculaceae, Alismaceae, and Rosaceae. Bot. Gaz. **26**, 297—313, 1 Taf. (1898). — **Braun, A.:** Über den Blütenbau der Gattung *Delphinium*. Jb. f. wiss. Bot. **1**, 307—370, Taf. 22/23 (1858). — **Celakovsky, L.:** Vergrünungsgeschichte der Eichen von Aquilegia als neuer Beleg zur Foliolartheorie. Bot. Zbl. **10**, 331—342; 372—382, 1 Taf. (1882). — **Chute, H. M.:** The morphology and anatomy of the achene. Amer. J. Bot. **17**, 703—723, Taf. 42 bis 44 (1930). — **Duchartre, P.:** Organisation de la fleur dans des variétés cultivées du *Delphinium elatum* L. Bull. Soc. bot. France **35**, 85—98 (1888). — **Eames, A. J.:** The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. Amer. J. Bot. **18**, 147—188, Textfig. 1—29 (1931). — **Eichler, A. W.:** Blütendiagramme **2**, 154—176. Leipzig 1878. — **Goebel, K.:** Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jb. f. wiss. Bot. **17**, 207—296, Taf. 11—15 (1886). — Organographie. III. 2. Aufl., 3. Teil. Jena 1923. — **Guignard, L.:** Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Ann. des Sci. natur., sér. 6, Bot. **13**, 136—199, Taf. 3—7 (1882). — **Hegi, G.:** Illustrierte Flora von Mitteleuropa. III., 451—600. Lehmann, München — **Heinricher, E.:** Beiträge zur Pflanzenteratologie. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **84**, I. Abt., H. 4, 486—493, Taf. 3, Fig. 1—17. Wien 1882. — **Henslow, G.:** On the vascular systems of floral organs, and their importance in the interpretation of the morphology of flowers. J. Linnean Soc., Bot. **28**, 151 bis 197, Taf. 23—32. London 1891. — **Hildebrand, F.:** Über einige gewebeartige Pflanzenhäute. Bot. Ztg. **30**, 472—475 (1872). — **Hofmeister, W.:** Handbuch der physiologischen Botanik, **1**, Abt. 1, 457—458, Fig. 80/81. Leipzig 1867. — **Huß, H. A.:** Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beih. bot. Zbl. **20**, Abt. 1, 77—174, 6 Taf., 15 Textbilder (1906). — **Kirchner, Loew, Schroeter:** Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas **2**, Abt. 3, Liefg. 22, 73 bis 96, Fig. 43—49. Stuttgart 1917. — **Kraus, G.:** Über den Bau trockner Pericarpien. Jb. f. wiss. Bot. **5**, 83—126, Taf. 8—11 (1866/67). — **Leclerc du Sablon:** Sur la déhiscence des fruits secs. Bull. Soc. bot. France **30**, 304—308 (1883). — Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec. Ann. des Sci. natur., sér. 6, Bot., **18**, 5—104, Taf. 1—8 (1884). — **Lestiboudois, Th.:** Carpologie anatomique. Ebenda, sér. 4, Bot., **2**, 223—243; **3**, 47—72; 223—253. (1854/55). — **Lignier, O.:** Documents anatomiques sur la fleur des Renonculacées. Bull. Soc. bot. France **53**, 98. Mémoires publiés **5**, 1—38, Fig. 1—26 (1906). — **Lonay, H.:** Contribution à l'anatomie des Renonculacées. Structure des péricarpes et des spermodermes. Arch. Inst. bot. Univ. Liège **3**, 1—164, Taf. 1—21 (1901). — Structure anatomique du péricarpe et du spermoderme chez les Renonculacées. (Recherches complémentaires.) Ebenda **4**, 1—34, 2 Taf. (1907). — Analyse coordonnée des travaux relatifs à l'anatomie des téguments séminaux. Ebenda **4**, 1—146 (1907). — **Majewsky, P.:** Kurze Notiz über die gewebeartigen Pflanzenhäute. Bot. Ztg **31**, 24—28 (1873). — **Mottier, D. M.:** Contributions to the embryology of the Ranunculaceae. Bot. Gaz. **20**, 241—248, 296—304, Taf. 17 bis 20 (1895). — **Netolitzky, F.:** Anatomie der Angiospermen-Samen. Linsbauer, K., Handbuch der Pflanzenanatomie **10**, Abt. 2, Teil 2, 127—132, 1 Taf. Berlin

1926. — **Pax, F.:** Metamorphogenese des Ovulums von *Aquilegia*. Flora **65**, 307 bis 316 (1882). — **Payer, J. B.:** Traité d'organogénie comparée de la fleur. 245 bis 268, Taf. 54—58. Paris 1857. — **Penzig, O.:** Pflanzenteratologie **1/2**, 2. Aufl. Berlin 1921. — **Prantl, K.:** Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Englers Bot. Jb. **9**, 225—273 (1888). — Ranunculaceae. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, **3**, 2; 43—66; Zusatz S. 274 (1894). — **Roßmann, J.:** Über die Entwicklung von Eiknospen aus dem Fruchtblatte und Deutung des Samenträgers. Flora **2**, 657—671, 705—716 (1855). — Zum Verständnis der *Delphinium*-Blüte. Bot. Ztg. **20**, 188—190 (1862). — **Ruys, J. D.:** Enumération des plantes phanérogames angiospermes examinées au point de vue de la karyologie. Proefschrift Utrecht. Leiden 1925. — **Scherer, E.:** Zur Blütenbiologie von *Aquilegia alpina* L. Naturwiss. Wschr. **N. F. 9**, 745 bis 746, 2 Textfig. (1910). — **Schrödinger, R.:** Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen. Abh. zool.-bot. Ges. Wien **4**, H. 5, 1—63 (1909). — **Senn, G.:** Die Grundlagen des Hallierschen Angiospermensystems. Eine phylogenetische Studie. Beih. Bot. Zbl. **17**, H. 1, 129—156 (1904). — **Sinnott, E. W.:** Investigations on the phylogeny of the angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms. Amer. J. Bot. **1**, 303—322, Taf. 30—35 (1914). — **Smith, G. H.:** Vascular anatomy of Ranalian flowers. I. Ranunculaceae. Bot. Gaz. **82**, 1—29, 34 Textfig. (1926). — **Souèges, R.:** Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées. Bull. Soc. bot. France **57—61** (1910—1914). — **Steinbrinck, C.:** Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Inaug.-Diss. Bonn 1873. — **Trapl, S.:** Morphologische Studien über den Bau und das Diagramm der Ranunculaceenblüte. Beih. Bot. Zbl. **28**, Abt. 1, 247—281, 16 Textfig. (1912). — **Trécul, A.:** De la théorie carpellaire d'après des Renonculacées. C. r. Acad. Sci. Paris **76**, I, 795—801; II, 402—409 (1873). — **Troll, W.:** Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928. — **Tschirch u. Oesterle:** Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde, 1. Abt. 1895; 2. Abt. 1900. Leipzig. — **Vesque, J.:** Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Ann. des Sci. natur., sér. 6, Bot., **8**, 261—390, Taf. 12—21 (1879). — **Warming, E.:** De l'ovule. Ebenda, sér. 6, Bot., **5**, 177—266, 7 Taf. (1878). — **Westermaier, M.:** Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nova Acta Akad. Leop. Carol. **57**, 1—39, Taf. 1—3 (1892). — **Wiegand, K. M.:** The structure of the fruit in the order Ranunculaceae. Proc. amer. microsc. Soc., 69—100, 8 Taf. (1894). Referat: Humphrey, Bot. Zbl. **70**, 211—212 (1897).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI.

Abb. 1 a—g. Querschnitte in verschiedenen Höhenlagen durch eine junge Knospe von *Aquilegia alpina* L. in plastischer Darstellung. Vergr. 20 : 1. *BA* Blütenachse, *G* Gefäßbündel, *K 1—K 5* Kelchblätter, äußere Blütenhülle; *Sp 1* bis *Sp 5* gesporne Kronblätter, innere Blütenhülle.

Abb. 1 a. Der am weitesten unten durch die Knospe geführte Schnitt. *F 1* bis *F 5* die hier noch getrennten Seitenlappen der 5 Kelchblätter.

Abb. 1 b. Der mediane Teil jeder Kelchblattspreite erscheint flächig ausgezogen und verbindet die beiden getrennten Flügel *F* aus Abb. 1 a miteinander. *rL* radial verlaufende Leitungsbahnen in den Kelchblättern.

Abb. 1 c. Die Ansatzstellen *a* der Kelchblätter an der Blütenachse sind sichtbar. *M* Mediane der Kelchblätter; *L 1*, *L 2*, *L 3* die drei das vordere Kelchblatt *K 1* versorgenden Leitungsbahnen.

Abb. 1 d. Die 5 gespornten Kronblätter *Sp 1—Sp 5* sind an der Blütenachse inseriert. *G* einheitliche Gefäßstränge, die die Blätter der inneren Blütenhülle versorgen.

Abb. 1 e. In dieser Region haben sich die ersten Staubblätter von der Achse getrennt. Die dem Kelch vorgelagerten Zeilen *A 1* zeigen gegenüber den der Krone superponierten *A 2* ein Staubblatt mehr. Die Spreiten der Spornkronblätter *Sp 1—Sp 5* haben sich entfaltet. *R* oberer, noch sichtbarer Rand der Spornröhre von *Sp 3*.

Abb. 1 f. Sämtliche Staubblätter und die beiden Staminodialquirle *St 1* der Krone, *St 2* dem Kelche vorgelagert, sind angeschnitten. Die zuerst entstandenen Antheren zeigen ihre Staubbeutel. Die Spornkronblätter *Sp 1—Sp 5* decken sich rechtsläufig nach $^2/_5$, während die Kelchblätter *K 1—K 5* linksläufig nach $^2/_5$ aneinander anschließen.

Abb. 1 g. Die Blütenachse wird von 5 Carpellen *Ca 1—Ca 5* gekrönt, die hier im basalen Teil noch zusammenhängen. *Sa* Samenanlagen.

Abb. 2 a—i. Querschnitte in verschiedenen Höhenlagen durch eine junge Knospe von *Delphinium elatum* L. in plastischer Darstellung. Vergr. 20 : 1.

Abb. 2 a. Querschnitt durch die Blütenachse in Höhe der Vorblätter. $\alpha = \alpha$-Vorblatt; β Andeutung einer Vorwölbung, die dem höher gelegenen β-Vorblatt zugehört. *K 2* das gespornte zweite Kelchblatt.

Abb. 2 b. Das β-Vorblatt hebt sich deutlicher aus der Achse heraus.

Abb. 2 c. Die Sporne der Kronblätter *C 2* und *C 5* sind tangential angeschnitten. *schwG* schwammiges Gewebe im Innern der Blütenachse.

Abb. 2 d. Der Zipfel eines weiteren Kelchblattes *K 4* ragt in den Sporn von Kelchblatt *K 2* hinein.

Abb. 2 e. Die beiden Sporne der Kronblätter *C 2* und *C 5* sind auf dieser Höhe an der Blütenachse inseriert, ebenso Kelchblatt *K 4*. Ein Zipfel von Kelchblatt *K 5* schiebt sich rechts in den von Kelchblatt *K 2* gebildeten Sporn.

Abb. 2 f. Fünf Kelchblätter *K 1—K 5* sind zu erkennen. Das gespornte Kelchblatt *K 2* hat in dieser Höhe seine Spreite entfaltet. *K 5* zeigt den Ansatz an der Blütenachse. Die Röhren der Kronblätter *C 2* und *C 5* öffnen sich an den einander zugekehrten Seiten. Ein weiteres Kronblatt *C 7* ist angeschnitten. Zwischen *C 2* und *C 5* gliedert sich eine Anthere *A* ab.

Abb. 2 g. Die Deckung der gespornten Kronblätter *C 2* und *C 5* und die eigentümlichen Verhältnisse in der Deckung von *C 7* und *C 2* sind angedeutet. An Kronblatt *C 7* ist die angelegte, aber funktionslos bleibende „Honig"tasche *Ht* sichtbar. Rechts in der Abbildung ist Kronblatt *C 8* angeschnitten. Unten links erscheinen die in der Entwicklung zurückbleibenden Kronblätter *C 1* und *C 4* als kleine Höcker. Die Abgliederung weiterer Antheren *A* ist erfolgt.

Abb. 2 h. In dieser Höhe sind die unvollkommen entwickelten Kronblätter *C 3* und *C 6* angeschnitten.

Abb. 2 i stellt das *Delphinium*-Diagramm mit eingetragenen Achterparastichen dar. Die Fruchtblätter *Ca 1—Ca 3* setzen die Staubblattschraube fort.

Abb. 2 k. Längsschnitt durch eine Knospe von *Delphinium elatum* L., in den die Orientierung des Querschnittes Abb. 2 i eingetragen ist. Vergr. 20 : 1.

Lebenslauf.

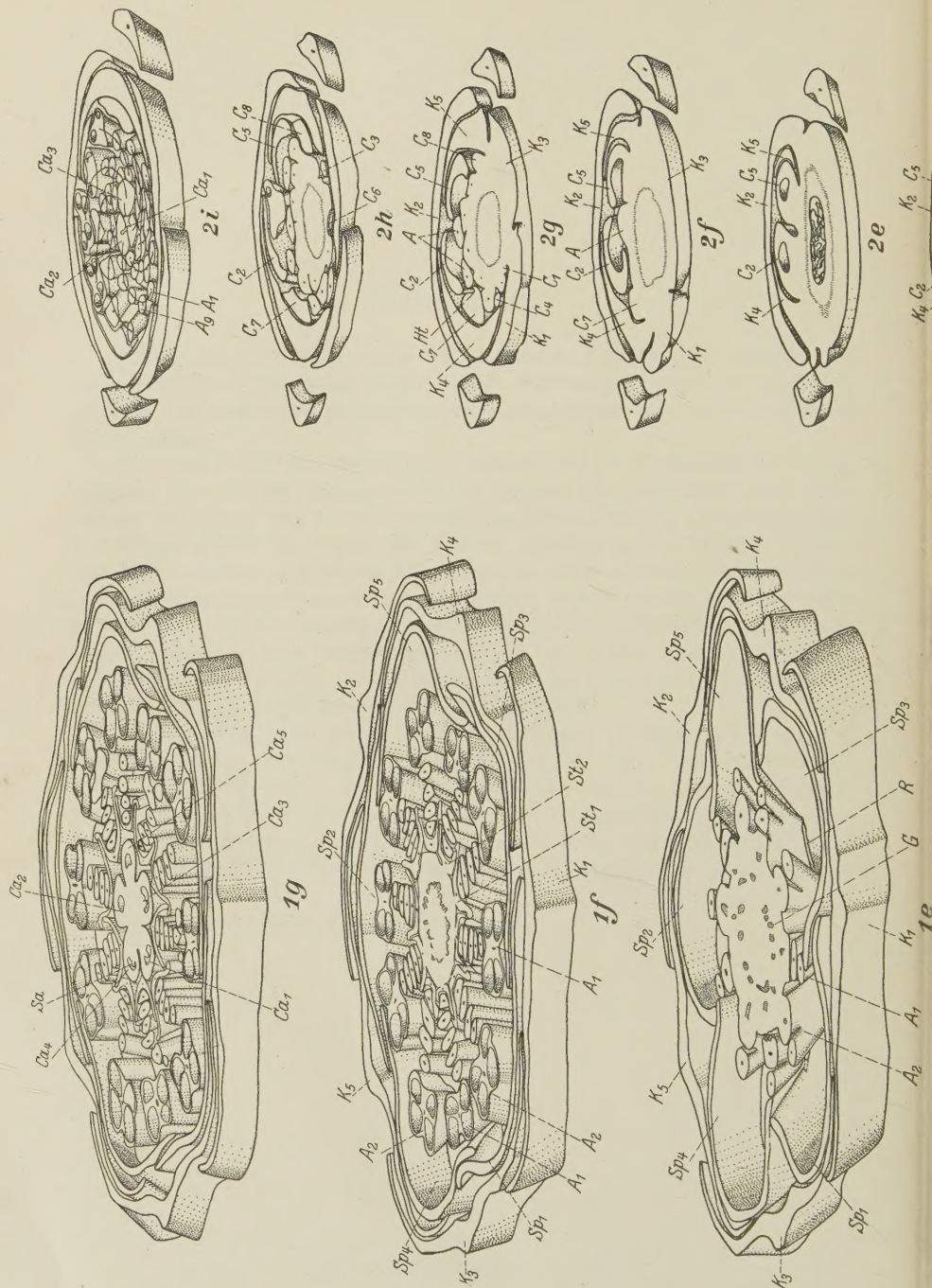
Am 3. Dezember 1902 wurde ich, Elfriede Rassner, als Tochter des Lehrers Georg Rassner und seiner Gattin Emilie geb. Heldmann zu Kassel geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1909 bis Ostern 1911 besuchte ich die Volksschule zu Kassel und trat dann in das dortige städtische Lyzeum mit Oberlyzeum ein. Hier bestand ich Ostern 1922 die Reifeprüfung und Ostern 1923 die Lehramtsprüfung. Von Pfingsten 1923 bis Ostern 1926 war ich Lehrerin an der Höheren Knaben- und Mädchenschule zu Felsberg, Bez. Kassel, wo ich vornehmlich in Mathematik und Naturwissenschaften unterrichtete. Ostern 1926 bezog ich die Universität zu Göttingen, um Mathematik, Biologie und Physik zu studieren. In Marburg (Lahn) setzte ich vom Sommersemester 1927 an meine Studien fort. Von Herbst 1929 bis Frühjahr 1931 widmete ich mich einer größeren botanischen Arbeit. Das Rigorosum bestand ich am 1. Juli 1931.

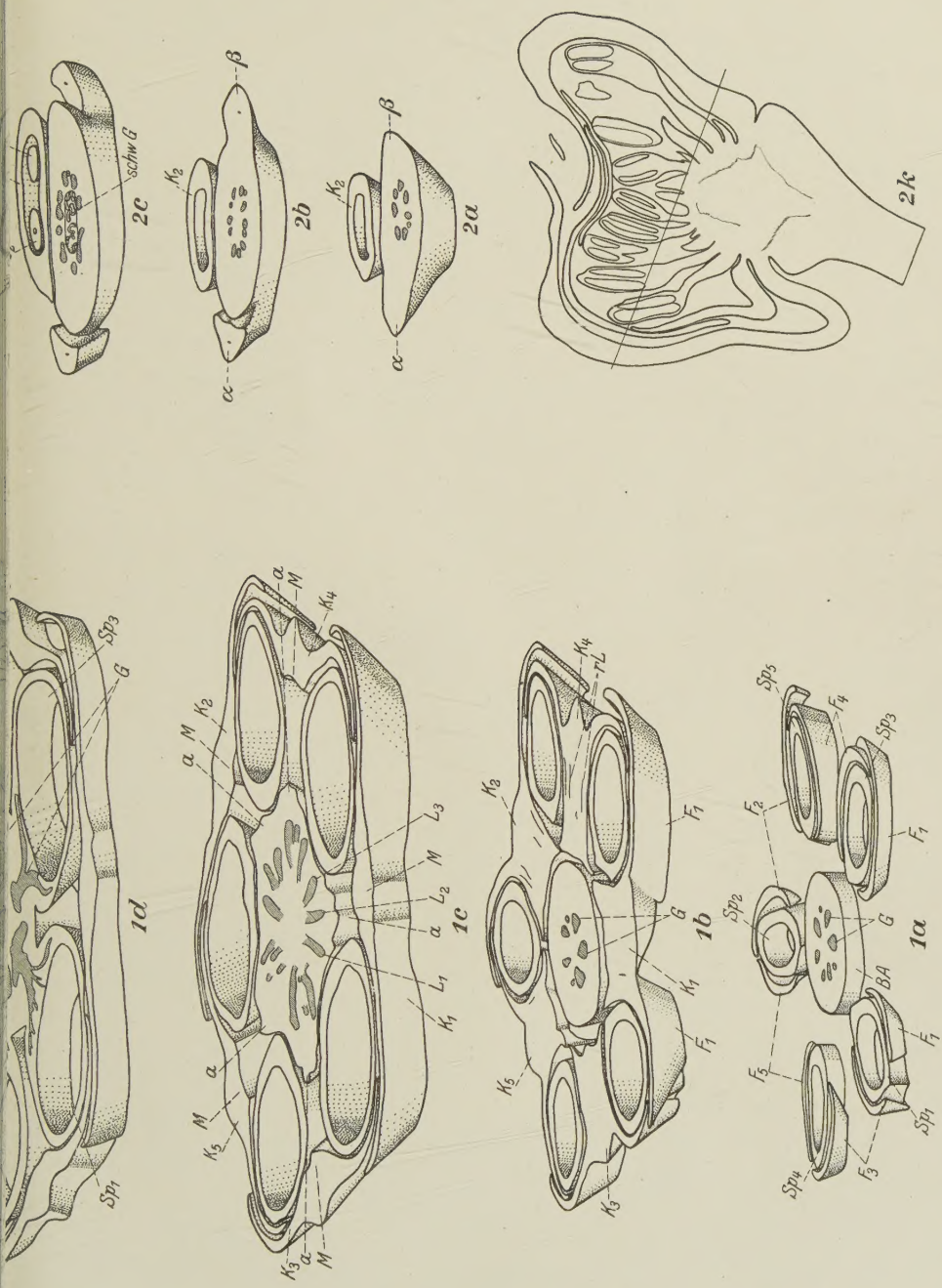
Meine akademischen Lehrer waren in Göttingen: Professor Dr. Courant, Dr. Neugebauer, Professor Dr. Kühn, Professor Dr. Pohl, Professor Dr. Misch und Professor Dr. Nohl; in Marburg: Professor Dr. Neumann, Professor Dr. Krafft, Geheimrat Professor Dr. Hensel, Professor Dr. Clausfen, Professor Dr. Nordhausen, Professor Dr. Alverdes, Geheimrat Professor Dr. Grüneisen, Geheimrat Professor Dr. von Auwers; Professor Dr. Jaensch und Professor Dr. Mahnke.

Ihnen allen möchte ich herzlich danken.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



E. Raßner, Merkmale im Blütenbau einiger Ranunculaceen.



Verlag von Julius Springer in Berlin.